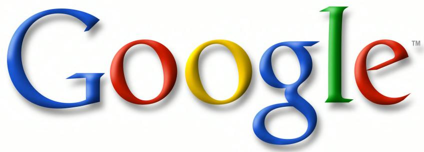
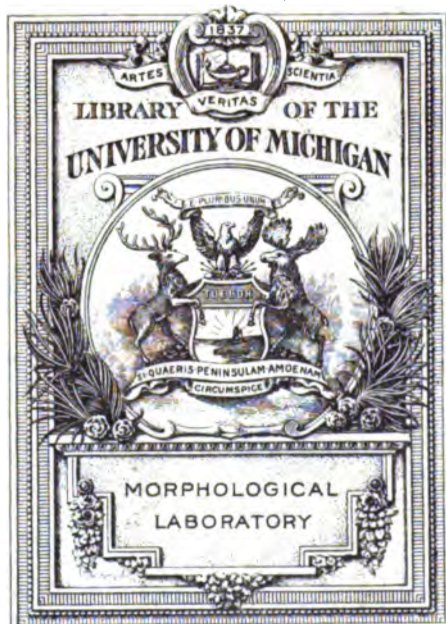

Google


1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE
MORPHOLOGICAL
LABORATORY

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Einundzwanzigster Band.

Neue Folge, Vierzehnter Band.

Mit 28 Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer
1887.

Inhalt.

as Vis
bei

Wer
ere ve
sselbe
ei der
s Ate
a ka
eren
eordn
che I
öhle
n ein
somit
dadu

Tier
gan
zus
jed
de
hi
R

Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien.

(Gekrönte Preisschrift.)

Von

Ferdinand Walter.

Hierzu Tafel I—IV.

Einleitung.

Wenn wir das Visceralskelett der Fische mit dem der höheren Tiere vergleichen, so ergiebt sich folgender in der Funktion desselben bei den einen und den anderen begründeter Unterschied: Bei den Fischen ist das Visceralskelett im wesentlichen Träger des Atemorgans und bildet nebenbei auch den Stützapparat für den kaum beweglichen Boden der Mundhöhle; bei den höheren Tieren dagegen steht es zum Atemorgan in einer ganz untergeordneten Beziehung und gewinnt dafür eine höhere und wesentliche Bedeutung für die Bewegungen der den Boden der Mundhöhle bildenden Zunge, die sich hier von einem einfachen Polster zu einem mehr weniger frei beweglichen Organ erhebt. Es tritt somit ein Funktionswechsel des Visceralskelettes ein, und dadurch wird eine Umgestaltung desselben erforderlich.

An den Übergangsformen von den Fischen zu den höheren Tieren sehen wir die Primärfunktion des Visceralskelettes noch ganz, bei den Perennibranchiaten, oder teilweise bei den Larvenzuständen der Amphibien, als Träger des Atemorgans erhalten, jedoch macht sich bei diesen schon eine größere Beweglichkeit des Bodens der Mundhöhle geltend, da die Nahrungsaufnahme hier nicht mehr wie bei den Fischen mit dem einströmenden Respirationsmedium, dem Wasser, sondern durch Ergreifen der

Beute mit den Kiefern und der Zunge und durch den Schluckakt stattfindet. Mit diesem Wechsel der Funktion des Visceralskelettes wird die reiche Entwickelung desselben als vielästiges Gerüst überflüssig, und wir nehmen demgemäß bei den höheren Tieren eine Vereinfachung seiner Gestalt wahr.

Wir dürfen also hinsichtlich der Veränderungen, welche das Visceralskelett in der Reihe der Wirbeltiere erfährt, weniger und nur in zweiter Linie von einer Fortbildung einer niederen zu einer höheren Form sprechen, sondern müssen vielmehr den Schwerpunkt für seine anatomische Umgestaltung in dem Wechsel der Funktion des Organs suchen, auf dessen weittragendc Bedeutung rücksichtlich der morphologischen Beschaffenheit der Organe im allgemeinen uns zuerst die bahnbrechenden Arbeiten ANTON DOHRN's [1]) hingewiesen haben.

Der Funktionswechsel des Visceralskelettes findet bei den Amphibien und Reptilien statt, welche ja die Zwischenstufen zwischen den Fischen einerseits und den höheren Tieren, den Vögeln und Säugetieren, andererseits bilden, bei ihnen zeigt sich demnach eine Formverwandtschaft nach beiden Richtungen.

Die bei uns einheimischen Amphibien und Reptilien weisen die Haupttypen beider Klassen auf, so daß ein übersichtliches Bild der allmählich fortschreitenden Veränderung ihres Visceralskelettes gewonnen werden kann, dessen Skizzierung ich hier versuchen will.

Abgesehen von den in Deutschland nicht einheimischen Perennibranchiaten stehen den Fischen die Urodelen am nächsten, ihr Visceralskelett zeigt noch große Verwandtschaft mit dem der Fische: es ist, wie MECKEL [2]) sagt, vorzüglich durch seine vollkommene Verknöcherung und stärkere Entwickelung der Seitenteile in Hinsicht auf Größe und Zahl, sowie längliche Gestalt des mittleren Teiles auffallend fischähnlicher als das der ungeschwänzten Batrachier. Wenn auch MECKEL's Ansicht bezüglich der Verkalkung nicht ganz zutrifft, wenigstens für die bei uns vorkommende Gattung Salamandra, so ist doch diese allgemeine Charakteristik sehr zutreffend.

Die Bogen des Visceralskeletts sind für diese und die nächst höhere Gattung, die Anuren, von großer Wichtigkeit, weil die

1) A. DOHRN, Über den Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Genealogische Skizzen. Leipzig 1875.

2) MECKEL, Syst. d. vergl. Anatomie IV. Bd. pag. 335.

Jugendzustände dieser Tiere noch kiemenatmend sind, also eines Kiemengerüstes bedürfen. Trotzdem sehen wir schon bei den erwachsenen Anuren eine bedeutende Reduktion der Bogen, sowohl betreffs ihrer Zahl als Ausdehnung. Es gewinnt nämlich der Zungenbeinkörper, die Copula, eine größere Entfaltung, und es entwickelt sich vorwiegend ein Bogenpaar.

Bei den Reptilien tritt scheinbar ein Rückschritt auf: der Zungenbeinapparat ist wieder bogenreicher; die Entwickelung der Bogen übertrifft die der Copula, jedoch ergiebt sich, daß auch hier nur der Körper und ein Bogenpaar eine wesentliche Rolle spielen, die übrigen Teile dagegen eine untergeordnete Stellung einnehmen. Der Zungenbeinapparat einer besonderen Gruppe der Reptilien, nämlich der Ophidier, erscheint in der einfachsten Gestalt des Visceralskeletts, als eine Skelettspange, trotzdem möchte ich diese Form nicht als einen Fortschritt der Entwickelung, sondern mit Rücksicht auf die mangelhafte Zungenbeinmuskulatur als ein Stehenbleiben auf niederer Entwickelungsstufe bezeichnen.

Das Muskelsystem des Visceralskelettes der Amphibien und Reptilien läßt sich in zwei Hauptgruppen zerlegen: 1) die Muskeln, welche das Zungenbein gegen den Rumpf und gegen den Unterkiefer bewegen — diese stellen eine Modifikation der Muskulatur der ventralen Körperseite dar — Huxley[1]) bezeichnet sie geradezu als Fortsetzung der Musculi recti abdominis, — 2) die Muskeln, welche vom Zungenbein in die Substanz der Zunge ausstrahlen.

Bezüglich der phylogenetischen Entwickelung des Muskelsystems gilt das Gleiche, was oben vom Visceralskelett gesagt wurde: die niederste Stufe nehmen auch hier die Urodelen ein, bei welchen der Übergang der Muskeln der ventralen Körperseite in die des Zungenbeins und selbst der Zunge ganz unverwischt ist. Eine deutliche Differenzierung findet sich dagegen schon bei den Anuren, ja es ist die Entwickelung der Zungenbeinmuskulatur eine viel vollkommenere zu nennen als bei den doch sonst höher stehenden Reptilien, bei welchen das ganze Muskelstratum ein mehrfach geschichtetes breites Band vom Schultergürtel zum Zungenbein und von da zum Unterkiefer gehend darstellt.

Die Wirkung der Muskeln auf das Zungenbein ist hauptsächlich eine Bewegung desselben von vorn nach hinten, verbunden

1) Huxley, Handbuch d. Anatomie d. Wirbeltiere.

mit einer geringen Hebung. Diese Wirkungsweise der Zungenbeinmuskulatur auf das Zungenbein gebraucht CUVIER[1]) passend als Beispiel für seinen Vergleich der Muskelwirkung mit der von Stricken, die in bestimmter Richtung angezogen werden, sowohl für den Zug in einer Richtung, als auch für die in winklig sich schneidender Richtung, wodurch eine Bewegung in der Resultante der beiden Kräfte entsteht.

Zur Untersuchung kamen an einheimischen Arten der Amphibien und Reptilien folgende: Triton cristatus und igneus, Salamandra maculosa und atra, Rana esculenta und temporaria, Hyla, Bufo cinerea, Bombinator igneus, Emys europaea, Lacerta agilis, Anguis fragilis, Coluber natrix und laevis; außerdem wurden noch untersucht drei in der südlichen Hälfte Europas vorkommende Reptilien, nämlich: Lacerta viridis, Pseudopus Pallasii, Vipera ammodytes, und zwar deswegen, weil sie bei einer im wesentlichen übereinstimmenden Anordnung des Skelettes und der Muskulatur durch ihre Größe für die Präparation mit dem Messer und namentlich für die Abbildung klarere Verhältnisse bieten als unsere kleinen einheimischen Arten.

Bezüglich der Nomenklatur habe ich mich an jene Namen gehalten, welche ich in der Litteratur gefunden habe, und überall jene aufgenommen, welche mit der Bezeichnung der entsprechenden Teile der höheren Tiere namentlich beim Menschen übereinstimmen, da sie sich ja ohne Schwierigkeit auf jene zurückführen lassen, was auch STANNIUS[2]) und RÜDINGER[3]) ausdrücklich betont haben.

I. Visceralskelett.

Das Visceralskelett besteht aus zwei Hauptteilen: einem unpaaren Teil, der Copula, Basibranchiale oder Zungenbeinkörper und einem paarigen Teil, Hyoid- und Branchialbögen, dem Bogensystem.

Die Copula unserer einheimischen Amphibien und Reptilien ist einfach, nicht gegliedert; Hyoid- und Branchialbögen zeigen

---

1) CUVIER, Vorlesungen über vergl. Anatomie I. Bd., pag. 120.

2) STANNIUS, Lehrb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere.

3) Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Reptilien und Vögel etc. Harlem 1869.

verschiedene Entwickelung; sie können einfach oder gegliedert sein. Die Copula entspricht dem Körper des Zungenbeins bei den höheren Tieren, Hyoid- und Branchialbögen den Zungenbeinhörnern. Die Form dieser Teile variiert bei den einzelnen Gattungen ziemlich stark. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß je einfacher der Zungenbeinkörper, um so mächtiger und ausgedehnter das Bogensystem ist, so z. B. bei den Urodelen und Sauriern, während bei den Batrachiern und Cheloniern ein einfaches Bogensystem bei mächtiger Entwickelung der Copula besteht.

A. Unpaarer Teil, Copula.

1. Die Amphibien weisen zweierlei Typen der Copula auf, entsprechend den beiden Klassen der Urodelen und Anuren: bei jenen ist dieser Skelettteil schmal und dick, bei diesen breit und dünn, flächenhaft ausgebreitet.

Der Zungenbeinkörper der Urodelen hat die Gestalt einer Keule, mit dickerem vorderen und dünnerem hinteren Ende; der Querschnitt des Zungenbeinkörpers ist linsenförmig. Taf. I. Fig. 1, 2.

Salamandra atra und maculosa zeigen keine Verkalkung der Copula, bei Triton dagegen ist dieselbe vorhanden, wodurch allein sich, abgesehen von der Größe, die Zungenbeinkörper der beiden Arten unterscheiden.

Durch ihre untergeordnete Größe und schmale Gestalt ist die Copula der Urodelen nicht fähig, den Muskeln gegenüber von besonderer Bedeutung zu werden, und in der That entspringt nur der M. hyoglossus teilweise von derselben, und inserieren an ihr nur wenige mediane Bündel des M. pubiohyoideus.

Die Anuren besitzen eine viereckige, dünne, ziemlich große Knorpelplatte als Copula, deren bedeutende Entwickelung den übrigen Teilen des Visceralskelettes gegenüber darauf hinweist, dass sie funktionell die erste Stelle des Visceralskelettes einnimmt. Taf. I. Fig. 3, 4, 5.

Die platte Gestalt der Copula führte dazu, daß ihr verschiedene Namen von den Autoren gegeben wurden, die eben von dieser Eigenthümlichkeit hergenommen sind: Basalplatte (Wiedersheim[1])), Hyoidplatte, Basihyale (Parker und

1) Wiedersheim: Lehrb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere I B.

Bettany [1])) neben der gewöhnlichen Bezeichnung als Basibranchiale und Zungenbeinkörper (Cuvier, Meckel, Ecker [2]) u. a.).

Die hauptsächlichsten Gattungsunterschiede, welche am Zungenbeinkörper der Anuren auftreten, betreffen seine Verkalkung, sowie die Zahl seiner Fortsätze, deren Größe und Form.

Die Hyalplatte von Rana ist ohne Verkalkung, und ihre Grundform stellt ein Quadrat dar.

Der vordere und die beiden seitlichen Ränder sind leicht konkav nach vorn bezw. aussen, während der hintere Rand eine geringe Konvexität besitzt; an dieser Seite befestigen sich die Reste des vierten Branchialbogenpaares.

(Bei Parker [1]) finde ich diese Konvexität stärker abgebildet, als ich sie konstatieren konnte, und ist dort der Zeichnung der Name Basihyobranchiale beigegefügt.)

Von den vorderen Ecken erheben sich auf gemeinsamer Basis je ein Hyoidbogen und ein flügelförmiger Fortsatz, welch' letzteren Parker [1]) als ein Hypohyale auffaßt. Vom Hyoid ist der Fortsatz durch eine ziemlich tiefgehende halbmondförmige Incisur getrennt, an deren lateralem Ende sich in spitzem Winkel der nach außen und vorn gerichtete laterale Rand des Fortsatzes anschließt, wodurch dieser eine nach innen und vorn gerichtete Spitze erhält. Der konvexe laterale Rand geht direkt auf die konkave Seite der Platte über und in der gleichen Flucht weiter bis zum stumpfen Ende des hinteren Fortsatzes der Platte, des Restes des dritten Branchialbogens, wodurch der Zungenbeinkörper mit vorderem und hinterem Fortsatz eine S-förmige laterale Kontur erhält. Taf. I. Fig. 3.

Der Zungenbeinkörper von Bufo, Taf. I. Fig. 4, ist dem von Rana fast völlig gleich, nur etwas schmäler, der hintere Rand ist nicht konvex, sondern besteht aus einer zwischen zwei halbmondförmigen Ausschnitten gelegenen Spitze. In diese halbmondförmigen Ausschnitte sind die Reste des vierten Branchialbogens eingefügt; der vordere Fortsatz des Zungenbeinkörpers der Kröte ist T-förmig. Taf. I. Fig. 4.

In viel wesentlicheren Punkten weicht die Copula des Bombinator igneus von den beiden oben beschriebenen Formen ab.

Die Ausdehnung der Copula geht mehr in die Breite, während

---

1) Parker and Bettany, The morphologie of the Skull pag. 173.

2) Ecker, Anatomie d. Frosches I B.

bei Bufo der sagittale Durchmesser überwiegt und Rana einen ziemlich quadratischen Zungenbeinkörper besitzt.

Außerdem zeigt die Platte des Bombinator lateralwärts ausgedehnte Verkalkungen.

Wenn man den nach außen und vorn gerichteten Rand des vorderen Fortsatzes an der Hyoidplatte von Bufo in einem Bogen nach hinten und medianwärts verlängert bis zur Basis des hinteren Fortsatzes und das durch diese neue Kontur zur Hyoidplatte hinzugefügte Gebiet sich verkalkt vorstellt, so hat man ungefähr das Bild der Hyoidplatte von Bombinator igneus. Taf. I. Fig. 5.

Der hintere Rand dieses Zungenbeinkörpers ist im mittleren knorpeligen Teile wie bei Rana nach hinten konvex.

2. Das Visceralskelett der Reptilien zeigt gegenüber dem der Amphibien wesentliche Verschiedenheiten, welche in erster Linie die Copula betreffen.

Bei den Cheloniern und Sauriern entwickelt sich ein medianer Teil des Zungenbeinkörpers zu einem langen, spitzigen Fortsatz, welcher in das Gewebe der Zunge hineinragt als Entoglosson. Dieser Fortsatz erhält sich auch bei den Vögeln.

Unsere einheimischen Vertreter der Chelonier und Saurier haben ein mit dem Zungenbeinkörper in direkter Verbindung bleibendes Entoglosson, während bei anderen Arten (Testudo z. B.) eine Trennung derselben eintritt in zwei bindegewebig ziemlich fest verbundene Knorpelstücke.

Die Copula der bei uns einheimischen Emys europaea stellt ein Fünfeck dar, dessen Ecken in kurze Fortsätze ausgezogen sind. Taf. I. Fig. 6.

Die vordere Spitze des Zungenbeinkörpers trägt ein geknöpftes knorpeliges Ende, welches das rudimentäre Entoglosson darstellt; es unterstützt als solches die Zunge (Cuvier[1]).

An den seitlichen vorderen Ecken sind je ein knorpeliges Bogenrudiment angebracht.

Die hinteren Ecken sind in dicke Fortsätze ausgezogen, welche nach hinten gerichtete Gelenkflächen für die hinteren Branchialbogen tragen.

Die beiden vorderen Ränder sowie die seitlichen sind leicht konkav, während der hintere Rand zwischen den beiden Gelenk-

1) Cuvier l. c. III B. pag. 266.

fortsätzen tief eingeschnitten erscheint. Die Seitenränder sind in der Mitte etwas verdickt und tragen je eine Gelenkfläche für die vorderen Bogen.

Die Copula ist in ihrem vorderen Teile eine ziemlich seichte Schale mit knorpeliger, durchscheinender Mitte und wulstigen, verkalkten Rändern. MECKEL[1]) und GEGENBAUR[2]) beschreiben die Hyoidplatte als durchbrochen und sagen, es sei die Lücke nur häutig ausgefüllt; es mag dies für andere Arten[3]) Geltung haben, bei Emys europaea, welche hier allein in Betracht kommt, ist der Übergang des dünneren Teiles direkt in den dickern Rand gegeben, und erweist sich die Mitte auf Durchschnitten von knorpeliger Beschaffenheit. Taf. IV, Fig. 5.

Der hintere schmale Teil des Zungenbeinkörpers stellt eine Rinne dar mit der Konkavität nach oben. Die Seitenwände der Rinne sind massig, während der Boden viel dünner erscheint.

In diese Rinne ist Larynx und Trachea eingebettet, von welchen der Boden der Rinne auch Eindrücke zeigt. Taf. I, Fig. 6 *b*.

Der Zungenbeinkörper der Saurier ist gegenüber dem der Chelonier klein und zeigt keine Verkalkung. Seine Grundform ist ein Dreieck. Die Spitze desselben verlängert sich zu einem mächtigen keilförmigen Entoglosson, das in der sagittalen Ebene eine leichte S-förmige Krümmung macht. Taf. I, Fig. 7 *a* und *b*.

Zu beiden Seiten der Basis des Entoglosson entspringen die beiden Hyoidbogen. Die der Basis der dreieckigen Copula anliegenden Winkel sind abgestumpft, etwas verdickt und tragen die Gelenkflächen für die vorderen Branchialbogen.

Die hinteren Branchialbogen gehen direkt in den hinteren Rand der Copula über. Taf. I, Fig. 7 *a*.

Der Zungenbeinkörper der Lacertilier ist dem von Pseudopus Pallasii fast gleich, nur tritt am hinteren Rande der Copula bei letzterem an Stelle der verschwundenen hinteren Branchialbogen eine halbmondförmige Incisur auf, welche bei Anguis fragilis so tief in den Zungenbeinkörper einschneidet, dass derselbe die Gestalt eines Hufeisens annimmt. Taf. I, Fig. 8 und 9.

---

1) MECKEL l. c. IV B. pag. 377.

2) GEGENBAUR, Grundzüge d. vergl. Anatomie.

3) Bei Testudo graeca z. B. ist die Mitte der Copula in der That membranös und setzt sich scharf gegen den wulstigen Rand ab.

Bei den Ophidiern kommt ein Zungenbeinkörper kaum in Betracht, wenn man nicht den von CUVIER[1]) erwähnten dreieckigen Zungenknorpel, in welchem sich die beiden Hyoidbogen treffen, als solchen betrachten will. Derselbe hat bei Coluber natrix (Taf. I, Fig. 10) kaum nennenswerte Größe, bei Vipera dagegen ist er etwas größer und auch deutlicher von den Hyoidbogen abgehoben. Taf. I, Fig. 11.

B. Paariger Teil. Bogensystem.

Das Bogensystem des Visceralskelettes der bei uns einheimischen Amphibien und Reptilien besteht aus einem oder mehreren Paaren bogenförmiger Skelettteile, welche, wenn mehrfach vorhanden, in zwei Gruppen einzuteilen sind. Das vordere Paar derselben ist der Hyoidbogen, Keratohyale, die anderen Bogenpaare sind die Reste der eigentlichen Kiemenbogen, die Branchialbogen, Keratobranchialia. Bei unseren einheimischen Urodelen treten noch weitere paarige Skelettteile hinzu, welche als Hypohyalia zu bezeichnen sind.

Das Bogensystem des Visceralskelettes dient den Muskeln desselben ebenso zum Angriff und Ursprung wie der Zungenbeinkörper, und wie überall die Stärke und Entwickelung der Muskulatur in bestimmtem Verhältnisse steht zur Entfaltung der zugehörigen Skelettteile, so finden wir auch hier bald stärkere bald geringere Entwickelung der einzelnen Bogenpaare, je nachdem mehr oder weniger wichtige und demgemäß mächtige Muskeln sich an ihnen inserieren oder von ihnen entspringen.

a) Hypohyalia.

1. Unter den einheimischen Amphibien sind nur die Urodelen mit solchen ausgerüstet und zwar besitzt Triton ein Paar, während bei Salamandra zwei Paare Hypohyalia vorhanden sind.

Das Hypohyale[2]) stellt einen kegelförmigen Knorpel dar

---

1) CUVIER l. c. III B. pag. 268.

2) WIEDERSHEIM bezeichnet die in Rede stehenden Skeletteile als Kera oss. hyoid. min., jedoch glaube ich, daß diese Nomenklatur leicht zu Verwechselungen führt, da gewöhnlich auch die Hyoidbogen als „Hörner" des Zungenbeins bezeichnet werden.

welcher beweglich mit dem Basibranchiale verbunden ist. Die Hypohyalia schieben sich über die nicht mit dem Basibranchiale verbundenen Hyoidbogen. Bei Triton ist das einfache Paar der Hypohyalia an dem vorderen Ende der Basibranchiale frontal gestellt, von den doppelten Paaren derselben bei Salamandra ist das vordere nach außen und vorn etwa in einem halben rechten Winkel gerichtet, das hintere Paar dagegen etwas vor der Mitte der Basibranchiale ebenfalls frontal angebracht. Taf. I, Fig. 1, 2.

Die Bedeutung der Hypohyalia für die Muskulatur ist sehr gering, sie nehmen einige Muskelbündel des M. hyoglossus auf.

2. Die Reptilien weisen keine Hypohyalia auf, es sei denn, daß man die bei Emys europea vorhandenen kegelförmigen Knorpel am vorderen Ende der Basibranchiale für solche anspricht, da ich dieselben jedoch mit Gegenbaur für rudimentäre Hyoidbogen halte, verweise ich auf das weiter unten in dieser Hinsicht anzuführende.

b) Hyoidbogen, Keratohyale.

1. Der Hyoidbogen ist der phylogenetisch interessanteste Teil des Bogensystems, da er sich durch die Reihe der Wirbeltiere erhält (die Ausnahmen bei den Cheloniern betr. siehe unten), während seine funktionelle Bedeutung und damit seine mehr oder minder vollkommene Entwickelung bei den einzelnen Klassen eine sehr verschiedene ist. Bei den Amphibien und Reptilien tritt er in dieser Rücksicht fast durchgehend in den Hintergrund.

Die Ähnlichkeit des Visceralskelettes der Urodelen mit dem der Fische zeigt sich auch in Bezug auf das Keratohyale.

Dasselbe stellt ein vom übrigen Visceralskelett isoliertes längliches Skelettstück dar, dessen Gestalt mit einer Schaufel verglichen werden kann, da das vordere Ende desselben dünn und glatt ist, das hintere Ende dagegen einen walzenförmigen, mit einem Knopf endigenden Stiel bildet; der Übergang von dem glatten zum walzenförmigen Ende ist ein allmählicher und liegt etwa in der Mitte der Längsachse des Keratohyale. Bei Triton beginnt ziemlich genau in der Mitte die Verkalkung der Keratohyale, welche sich über dessen hintere Hälfte mit Ausnahme des knopfförmigen Endes erstreckt. Salamandra dagegen entbehrt der Verkalkung vollständig. Taf. I, Fig. 1, 2.

Das Keratohyale der Anuren ist mit dem Basibranchiale ver-

bunden und zwar in der Weise, dass dasselbe direkt aus dem Zungenbeinkörper hervorgeht, ohne auch nur durch eine Gelenkverbindung als besonderer Teil des Visceralskelettes gekennzeichnet zu sein. Die Grundform des Hyoidbogens der Anuren ist die eines S.

Von den vorderen Ecken des Basibranchiale entspringen gemeinsam mit den oben beschriebenen flügelförmigen Fortsätzen die Hyoidbogen als schmale Knorpelstreifen, welche sich nach kurzem nach außen und vorn gerichtetem Verlaufe nach hinten wenden. An der Umbiegungsstelle trägt das Hyoid von Rana einen ganz kurzen nach außen schwach konkaven Fortsatz, dessen Spitze wie der Anfangsteil des Hyoids gleichfalls nach vorn und außen gerichtet ist. Sobald das Keratohyale nach hinten sich gewendet hat, wird es allmählich breiter, um sich dann gegen das letzte Drittel seiner Länge wieder zu verschmälern und schließlich cylindrische Gestalt anzunehmen, mit welcher es sich nach oben und außen wendet, um sich mit der Pars styloidea des Felsenbeins zu verbinden. Bei Parker wird deswegen dieses Ende des Hyoids als Stylohyale bezeichnet. Taf. I, Fig. 3.

Die krötenartigen ungeschwänzten Batrachier zeigen eine ähnliche Bildung des Hyoidbogens wie der Frosch, nur fehlt bei Bufo und Bombinator der Fortsatz an der vorderen Umbiegungsstelle des Keratohyale, und geht die Richtung desselben nach vorn mehr winkelig in jene nach hinten über, wordurch die zierliche S-förmige Krümmung des Hyoids, welche Rana auszeichnet, bei Bufo und Bombinator Einbuße erleidet. Taf. I, Fig. 4, 5.

2. Der Hyoidbogen der Reptilien erscheint bei allen unseren einheimischen Vertretern dieser Klasse mit Ausnahme der Chelonier als ein äußerst dünnes langgestrecktes Knorpelgebilde, das zu den Muskeln des Visceralskelettes bei allen Reptilien mit Ausnahme der Ophidier nur in sehr untergeordneter Weise in Beziehung tritt.

Schon bei Beschreibung der Hypohyalia habe ich darauf hingewiesen, daß die an den vorderen seitlichen Ecken des Zungenbeinkörpers von Emys europ. befestigten kegelförmigen Knorpel von Gegenbaur als rudimentäre Hyoidbogen betrachtet werden. Für diese Anschauung spricht in erster Linie die Stelle, an welcher diese Skeletteile mit dem Zungenbeinkörper in Verbindung stehen; wie aus einer Vergleichung mit dem Visceralskelet der übrigen Reptilien hervorgeht. Weiterhin ist ihre

knorpelige Beschaffenheit in Betracht zu ziehen, die sich bei den einheimischen Reptilien für das Keratohyale durchweg findet. Endlich liegt ein schwerwiegendes Moment in der Thatsache, daß das Keratohyale bei den einheimischen Reptilien der Muskulatur gegenüber, wie schont erwähnt, eine sehr untergeordnete Rolle spielt und daß deshalb ein Verkümmern desselben durchaus nicht so auffallend sein kann. Taf. I, Fig. 6*a* und *b*.

Es scheint mir demnach in hohem Grade wahrscheinlich, dass die in Rede stehenden kegelförmigen Knorpel die Rudimente des Hyoidbogens bei Emys europea darstellen, während der hinter denselben befindliche große knöcherne Bogen nach seinem Bau, seiner Konfiguration und seinem Verhältnis zur Muskulatur einem Keratobranchiale entspricht, und werde ich denselben daher erst in dem betreffenden Kapitel beschreiben.

Der Hyoidbogen der Lacertilier erinnert wieder in hohem Grade an jenen der Anuren. Gleich jenem besteht er aus zwei Teilen, von welchen der eine kleinere ein dünnes schmales Knorpelstäbchen darstellt, das sich vom Zungenbeinkörper nach vorn und aussen richtet, während der längere Teil mit jenem einen spitzen Winkel bildend nach hinten, außen und oben in einer leichten S-förmigen Krümmung verläuft und mit seinem distalen zugespitzten Ende sich an die Seite des Halses hinter das Hinterhaupt begiebt. Dieser nach hinten gerichtete Teil des Keratohyale verbreitert sich an seinem vorderen Ende zu einem kleinen herzförmigen Plättchen, dessen mediale Hälfte sich aber rasch verschmälernd zum Halse und Hinterhaupt als dünner Knorpelstreif emporsteigt. Taf. I, Fig. 7 A und B.

Das Keratohyale der fußlosen Saurier, von welchen bei uns bloß Anguis fragilis vorkommt, ist dem eben beschriebenen mit Ausnahme der herzförmigen Platte am vorderen Ende des nach hinten gerichteten Teiles sehr ähnlich. Es besteht gleichfalls aus zwei Teilen, einem kürzeren nach vorn gerichteten, welcher nicht ganz gerade wie bei den Lacertiliern eine geringe S-förmige Krümmung zeigt, ebenso wie der längere nach hinten gerichtete Teil desselben. Dieser bildet mit jenem einen spitzen Winkel von etwa 45°, ist in der vorderen Hälfte schmal, verbreitet sich aber in seiner hinteren Hälfte zu einer kleinen rautenförmigen Platte. Den Übergang vermittelnd zu den Ophidiern ist das Keratohyale der fußlosen Saurier verhältnismäßig mächtiger entwickelt als das der Lacertilier, es ist breiter als bei diesen, wenn es auch an Dicke über dasselbe nicht überwiegt. Taf. I, Fig. 8, 9.

An den oben erwähnten kleinen dreieckigen Zungenbeinkörper der Ophidier schließen sich die beiden Keratohyale dieser Klasse als einziges Bogenpaar des Visceralskelettes derselben unmittelbar an, indem sie direkt aus der Zungenbeinplatte ohne gelenkige Verbindung mit derselben als lange dünne Knorpelfäden hervorgehen. Nach einem kurzen divergent nach außen gerichteten Verlaufe nehmen sie eine sagittale Wendung und erstrecken sich ganz an der Ventralseite bleibend parallel zu einander ziemlich weit am Halse nach hinten. Taf. I, Fig. 10, 11.

c) Branchialbogen, Keratobranchialia.

Während die im Vorausgehenden dargestellten beiden Hauptteile des Visceralskelettes, das Basihyale und die Kerotohyalia sich bei allen Tierklassen erhalten und gerade bei den höheren Tieren einen integrierenden Bestandteil des Zungenbeinapparates ausmachen, gehören die nun zu beschreibenden Branchialbogen mit ihrer verhältnismäßig mächtigen Entwickelung ausschließlich den niederen Tierklassen an, bei welchen sie wie bei den Fischen und Perennibranchiaten Träger des Respirationsorgans für die ganze Lebensdauer sind, bei den eigentlichen Amphibien (die Perennibranchiaten sind im strengen Sinne des Wortes nicht ζῶα ἀμφιβία) nur für die Jugendzustände derselben.

Die Branchialbogen werden aber gemäß dem Gesetze der phylogenetischen Entwickelung nicht zugleich mit den Kiemen abgestreift, sondern erhalten sich bei den Amphibien und der uns hier interessierenden nächsten Klasse, bei den Reptilien, in mehr oder minder entwickelter Form, indem sie einem andern Zwecke sich adaptieren, wobei sie ihren Einfluß auf die Respiration allmählich verlieren[1]), zu Angriffs- und Ursprungsstellen für die Muskeln des Verdauungstraktus werden, um schließlich bei den höheren Tieren zu verschwinden.

---

1) Es sei hier erwähnt, daß das Visceralskelett bei der durch eine Art von Schluckakt unterstützten Respiration der Batrachier und Chelonier noch als im gewissen Sinn zum Respirationsorgan gehörig in Betracht kommt, da bei diesen Tieren die Luft aus der durch Senkung des Visceralskeletts erweiterten Mundhöhle in die Trachen eingepreßt wird, worauf Cuvier l. c. Bd. IV. pag. 208 hinweist.

Trotz dieser, phylogenetisch betrachtet, den Branchialbogen eigenthümlichen Vergänglichkeit treten dieselben bei den meisten Amphibien und Reptilien, soweit sie bei denselben überhaupt erhalten sind, als verkalkte Skelettteile auf, während das Basihyale und die Keratohyalia fast durchweg knorpelige Beschaffenheit haben.

1. Bei den Amphibien finden sich durchweg zwei Paare von Branchialbogen, zu welchen bei Triton noch ein Paar Epibranchialia kommen.

Triton trägt seine Keratobranchialia am hintersten Ende des Basibranchiale in der Weise, daß nur das Keratobranchiale I mit dem Zungenbeinkörper gelenkig und verbunden ist, während das Keratobranchiale II zwar bis dicht an das Basihyale heranreicht, aber keine festere Vereinigung mit demselben besitzt. Taf. I, Fig. 1.

Das Keratobranchiale I stellt einen Kreisbogen dar mit der Konkavität nach innen gerichtet. Er ist ein schmales Skelettstück, in der größten Ausdehnung verkalkt und nur an beiden Enden knorpelig. Sein Querschnitt ist ellipsoid.

Das Keratobranchiale II ist gleich ihm ein Kreisbogen, dessen Konkavität aber nach außen gerichtet ist, so daß sich Keratobranchiale I und II am proximalen und distalen Ende berühren, wodurch sie zusammen eine Ellipse beschreiben. Das Keratobranchiale II ist durchaus knorplig und hat einen runden Querschnitt.

Das Epibranchiale beschreibt ebenfalls einen Kreisbogen, der seine Konkavität wieder nach innen gerichtet hat. An seinem proximalen Ende ist es an der Berührungsstelle der distalen Enden der Keratobranchialia I und II mit beiden gelenkig verbunden und befestigt so das Keratobranchiale II in seiner Lage zum Basihyale und Keratobranchiale I. Das Epibranchiale zeigt in seiner größten Ausdehnung Verkalkung und sind nur seine beiden Enden knorpelig. Taf. I, Fig. 1.

Von den beiden Keratobranchialbogenpaaren der Gattung Salamandra ist das erste etwa am Beginn des hinteren Drittels des Basibranchiale, das zweite am hinteren Ende desselben befestigt. Taf. I, Fig. 2*a*, *b*.

Das Keratobranchiale I entspricht in seiner Form dem betreffenden Skelettteile des Triton einschließlich dessen Epibranchiale hat also eine doppelte wellenförmige Krümmung, deren beide

Wellenberge nach außen gerichtet sind, die vordere erste Welle ist höher und länger als die zweite hintere.

Das Keratobranchiale II stellt wie bei Triton einen Kreisbogen dar, dessen Konkavität nach außen gerichtet ist. Mit seinem distalen Ende legt es sich dicht an das Keratobranchiale I, etwas hinter der Mitte desselben oder, um bei dem oben gebrauchten Bilde zu bleiben, da wo das Wellenthal in den zweiten Wellenberg übergeht.

Beide Keratobranchialia sind dünne, schmale, knorpelige Spangen. Taf. I, Fig. 2 *a* und *b*.

Nach PARKER[1]) erhalten sich von den Branchialbogen der Anuren nur das Keratobranchiale III und Kbr. IV. Das erstere stellt bei Rana einen kurzen stumpfen Fortsatz dar, der seine Richtung nach hinten und außen nimmt. Es ist etwa dreimal so lang als breit, und an seiner Basis etwas breiter als an dem abgerundeten distalen Ende. Taf. I, Fig. 3.

Das Keratobranchiale IV (PARKER[1])) ist ein bisquittförmiger Skelettteil, der in seiner größten Ausdehnung verkalkt ein trapezoides knorpeliges Ende trägt. CUVIER[2]) läßt diese „hintern Hörner", auf das Keratobranchiale IV einer jeden Seite bezogen, mit dem Basibranchiale gelenkig verbunden sein, ich habe jedoch nie ein derartiges Gelenk bei unsern einheimischen Arten beobachtet, sondern vielmehr gesehen, daß alle Gattungen der betr. Anuren das Keratobranchiale IV mit dem Basibranchiale durch eine zackige Linie nach Art einer Naht vereinigt haben. Taf. I, Fig. 3, 4, 5.

Nach außen vom Keratobranchiale IV verläuft bei Rana vom proximalen zum distalen Ende ein derber fibröser Strang, der sich zum Keratobranchiale wie eine Sehne zum Bogen verhält. Taf. I, Fig. 3.

Beide Keratobranchiale erleiden bei Bufo und Bombinator nach verschiedenen Richtungen kleine Modifikationen.

Das Keratobranchiale III von Bufo ist bogenförmig gekrümmt und in seiner distalen Hälfte verkalkt.

Das Keratobranchiale IV derselben Gattung ist seiner allgemeinen Gestalt nach dem von Rana gleich, nur ist es in der Fläche winkelig geknickt, so daß seine hinteren Enden höher

1) PARKER und BETTANY l. c. pag. 173.

2) CUVIER l. c. pag. 269.

stehen als seine vorderen. Das knorpelige Ende desselben ist ein rechtwinkeliges Dreieck, dessen Hypotenuse nach der medialen Seite liegt. Taf. I, Fig. 4.

Bei Bombinator ist das Keratobranchiale III durchaus von knorpeliger Beschaffenheit, ist gerade gestreckt und trägt an seinem distalen Ende eine Gabelung. Es entspringt von den großen, verkalkten, lateralen Partien des Basibranchiale.

Das Keratobranchiale IV zeigt bei Bombinator die gleiche Gestalt wie bei Rana, ist ebenso wie jenes verkalkt und besitzt ein trapezoides knorpeliges Ende. Taf. I, Fig. 5.

Hier sei noch erwähnt, daß das Keratobranchiale IV bei den Batrachiern auch als Columella bezeichnet wird; um Verwechselungen mit der Columella auris zu vermeiden, dürfte es geboten erscheinen, diesen Namen für das Keratobranchiale IV der Batrachier gänzlich fallen zu lassen.

2. Nachdem bei den Urodelen sich nur zwei Paare der Branchialbogen erhalten haben, bei den Anuren eines zu einem kleinen Fortsatz des Basibranchiale reduziert erscheint und nur noch eines selbständig auftritt, sollte man bei den Reptilien als der höherstehenden Klasse eine weitere Vereinfachung erwarten, allein wir sehen hier wieder bei mehreren Gruppen eine Mehrzahl von Branchialbogen auftreten. Den phylogenetischen Wert dieser Thatsache zu besprechen, behalte ich mir für den Schluß der Arbeit vor, um bei den betreffenden Erwägungen auch die durch Betrachtung der Muskulatur sich ergebenden Momente in Rechnung zu ziehen.

Zunächst treffen wir bei den Cheloniern ein Bogenpaar, welches ich mit Gegenbaur als Keratobranchiale anspreche, während es sonst häufig für das Keratohyale gehalten wird. Es ist leicht S-förmig nach außen und oben gekrümmt. Bis auf ein kleines Stückchen am distalen Ende ist es verkalkt. Seine Anheftung an das Basibranchiale findet dieser Branchialbogen etwa in der Mitte der lateralen Langseiten des Fünfeckes, welches das Basibranchiale bildet, in Form eines Gelenkes. Dieses Keratobranchiale ist der mächtigste Bogen des Visceralskelettes bei den Cheloniern, da er den Muskeln gegenüber auch den bei Emys wenigstens rudimentären Hyoidbogen, der bei anderen Cheloniern sogar ganz fehlt, zu ersetzen hat. Von prismatischem Querschnitt besitzt der Bogen zwei scharfe und eine abgerundete Kante, von welchen die beiden ersteren am proximalen Ende senkrecht über einander stehen; indem aber das Keratobranchiale eine spiralige

Dreiviertelsdrehung um seine Längsachse macht, werden diese Kanten so verschoben, daß jene Kante, die erst nach unten sah, am distalen Ende nach oben und außen sieht; die Stellung der anderen scharfen Kante entspricht auch dieser Drehung. An dem hinteren Winkel des Basibranchiale artikulieren auf den daselbst angebrachten Gelenkfortsätzen zwei Branchialbogen, welche nach GEGENBAUR den Columellae der Batrachier entsprechen. Dieses Keratobranchiale IV der Emys europ. ist nach außen gerichtet und steigt etwas nach oben. Es ist wie das andere Keratobranchiale verkalkt und trägt ebenfalls ein Knorpelende. Taf. I, Fig. 6.

Bei der nun folgenden Gruppe der Saurier findet sich ein höchst merkwürdiges Verhalten der als Keratobranchialia zu bezeichnenden Teile des Skelettes. Es tritt nämlich bei der einen Gattung derselben, bei den Lacertiliern, eine Vermehrung der Keratobranchialia bis auf 3 Bogenpaare auf, bei den fußlosen Sauriern dagegen sinkt deren Zahl bis auf ein einziges Paar.

Hinter der Ursprungsstelle des Hyoidbogens bei den Lacertiliern findet sich an den beiden äußeren Seiten des Basibranchiale je eine Gelenkfläche, auf welcher das vorderste Paar der Keratobranchialbogen artikuliert. Dieses Keratobranchiale stellt einen S-förmig nach oben und außen gekrümmten dünneren Knochen dar, der an seinem distalen Ende einen hakenförmig gekrümmten Knorpel trägt. Die Konkavität dieses Hakens sieht nach unten. — Seine Anheftungsstelle und sein Verhalten nach Form und Richtung charakterisiert dieses Keratobranchiale als das Analogon des von mir oben als ersten Branchialbogen der Chelonier beschriebenen Skelettteiles. Taf. I, Fig. 7 *a* und *b*.

Das zweite Keratobranchiale bei Lacerta befindet sich an der Ventralseite des Halses, artikuliert nicht mit dem Basibranchiale, sondern geht selbst knorpelig aus der Knorpelsubstanz des Zungenbeinkörpers hervor. Sein Verlauf ist mehr nach hinten als nach außen gerichtet und nur am distalen Ende erleidet es eine leichte Krümmung nach oben. Dabei ist es nur etwas mehr als halb so lang als das Keratobranchiale I.

Es tritt nun bei Lacerta noch ein drittes Branchialbogenpaar auf, das in keiner Verbindung stehend mit dem Basibranchiale sich seitlich am Halse zwischen den Muskeln eingebettet findet. Es wurde wohl seiner isolierten Lage wegen vielfach übersehen, so daß nur CUVIER[1]) erwähnt, daß bei den

1) CUVIER, l. c. Bd. III, pag. 268.

gewöhnlichen Eidechsen, die uns ja hier speziell interessieren, vier Hörner vorkommen, beschränkt sich aber auf die Beschreibung der beiden Teile des ersten Paares, des Hyoides.

Dieses Bogenrudiment ist ganz verkalkt, besitzt eine geringe Krümmung, deren Konkavität nach vorn sieht. Seine untere Hälfte ist spitz und dünn, die obere Hälfte aber hat die Gestalt eines Dreiecks mit der Basis nach hinten. Von den Winkeln dieses Dreiecks ist der nach oben geschlossene in eine kleine Spitze ausgezogen, der andere der Basis anliegende Winkel geht in die untere Hälfte dieses Keratobranchiale über. Taf. I, Fig. 7 *a* und *b*.

Die fußlosen Saurier besitzen nur ein einziges Branchialbogenpaar. Dieses Keratobranchiale entspricht dem ersten Branchialbogen der Lacertilier: es besitzt dieselbe S-förmige Krümmung wie jenes, ist bis auf das distale Ende verkalkt, nur hat es hier keinen hufeisenförmig gekrümmten Knorpelansatz, sondern ist dieser spitz auslaufend. Das Keratobranchiale artikuliert auf eigenen Gelenkfortsätzen, welche dem Basibranchiale der fußlosen Saurier seine mehr oder minder stark ausgesprochene hufeisenförmige Gestalt verleihen. Taf. I, Fig. 8, 9.

Den Ophidiern fehlt, wie bereits erwähnt, jede Andeutung eines Restes der Kiemenbogen.

Os tyreoideum (Cartilago tyreoidea).

Dieser kleine rautenförmige Knorpel findet sich unter den bei uns einheimischen Amphibien nur bei der Gattung Salamandra. Zum Visceralskelett tritt derselbe nur durch die Muskulatur in Beziehung, indem er etwa zwischen den distalen Enden der Keratobranchialia I in der Medianlinie den M. pubo-genoideus als eine Inscriptio cartilaginea unterbricht. Taf. I, Fig. 2. Seine Bezeichnung als Os tyr. ist seiner histologischen Beschaffenheit gemäß unrichtig und sollte vielmehr der Name Inscriptio cartilaginea m. pubogenoid. in Aufnahme kommen, damit nicht eine andere Bezeichnung als Cartilago tyreoidea zu Verwechslungen mit dem so benannten Knorpel des Kehlkopfes führe.

Für die vorgeschlagene Benennung kann ich sein thatsächliches Verhalten der Muskulatur gegenüber anführen.

II. Muskulatur des Visceralskelettes.

Die Muskulatur des Visceralskelettes der Amphibien und Reptilien habe ich in der Einleitung in zwei Gruppen geteilt: Muskeln, welche das Visceralskelett gegen den Rumpf verschieben, und Muskeln, welche in die Substanz der Zunge ausstrahlen.

Das Zungenbein muß hauptsächlich nach zwei Richtungen verschiebbar sein, und deshalb ist es notwendig, daß die erste Muskelgruppe in zwei Unterabteilungen zerfalle, von welchen die eine das Zungenbein der Schultergegend, die andere dem Unterkiefer nähert, welche NUHN [1]) als M. sterno-omo-hyoides einerseits und M. genio-mylo-stylo-hyoides anderseits zusammenfaßt. Dazu kommt noch eine Reihe von Muskeln, welche von einem Teile des Zungenbeinapparats zum andern gehen und je nach der Entwickelung des Visceralskelettes verschieden an Ausdehnung und Zahl sind; sie sind als Fortsetzung der zu obigen Gruppen gehörenden Muskeln zu betrachten, welche dadurch bedingt ist, daß sich die Teile des Visceralskelettes in die zu obigen Gruppen gehörigen Muskeln einschieben.

Indem ich die schon früher citierte Ansicht HUXLEY's acceptiere, nach welcher die Muskeln des Visceralskelettes eine durch Einschaltung dieses Apparates und dessen durch biologische Rücksichten bedingte Beweglichkeit veranlaßte Modifikation der vom Abdomen her sich fortsetzenden Muskeln darstellen, werde ich die Rumpf-Zungenbeinmuskeln zuerst betrachten, sehe mich aber genötigt, noch vorher einen Muskel zu beschreiben, der seinem Namen und seiner Analogie bei den höheren Tieren zufolge zu den Zungenbeinmandibular-Muskeln gehört, in der That aber wenig mit jenen gemein hat, da er sich bei den Amphibien und Reptilien nur in einzelnen Fällen mit dem Zungenbein fester verbindet, in anderen keine Beziehungen zu demselben gewinnt, dagegen an den Schultergürtel heranreicht, häufig auch als Hautmuskel auftritt. Ein weiterer Grund diesen Muskel in der Be-

---

1) NUHN, Vergleich. Anatomie II, pag. 518.

schreibung voranzuschicken, ist in seiner Topographie gegeben: Derselbe ist nämlich unter der Haut quer zwischen den Mandibularbogen und auch am Halse transversal ausgespannt. Es ist dies der

·M. mylohyoides.

Dieser Muskel entspricht dem M. mylohyoides des Menschen, nach seiner Lage und seiner Funktion, wenn er auch nicht in allen seinen Teilen mit ihm übereinstimmt. Cuvier[1]) berichtet von demselben, daß er ihm nur zur Ausfüllung zu dienen scheine für den Raum zwischen den beiden Unterkieferästen und als Stütze, sowie zur Hebung der über ihm befindlichen Teile. In der That ist er ein elastisches Widerlager für den Boden der Mundhöhle und trägt durch seine Kontraktion oder Erschlaffung sehr viel zur Verengerung oder Erweiterung der Mundhöhle bei, dadurch kommt er auch für die Respirationsbewegungen der Amphibien in Betracht.

Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern[2]) hat auf ihn daher in seinem Werk über die Zunge der Wirbeltiere mit Recht die Bezeichnung Diaphragma oris vom M. mylohyoideus des Menschen übertragen.

1. Der M. mylohyoides der Urodelen besteht aus zwei Teilen, von welchen der eine zwischen den beiden Unterkieferästen ausgespannt ist, so daß die von beiden Seiten kommenden Muskelbündel in der Medianlinie in einer linearen sehnigen Inskription sich treffen; — der andere Teil ist ein M. mylosternalis, der von der Fascia der Brust kommend an das hintere Ende der Mandibula sich inseriert. Taf. II, Fig. 1, 2.

Bei Triton sind diese Teile scharf getrennt, bei Salamandra mehr in einander übergehend. Bei Salamandra maculosa ist die sehnige Mittellinie zwischen rechtem und linkem Mylohyoideus zu einer Aponeurose verbreitert, und Salamandra atra zeigt an der Symphysis Mandibulae eine eigenthümliche Verstärkung dieses Muskels.

Zum Zungenbeinkörper tritt der M. mylohyoideus, wie aus Schnitten hervorgeht, in keine engere Verbindung, indem sich

1) Cuvier l. c. III. Bd. pag. 270.

2) Pr. Ludwig Ferdinand v. Bayern, zur Anatomie der Zunge, pag. 23.

zwischen seine Aponeurose und den Zungenbeinkörper eine lockere Bindegewebsschicht einschiebt. Taf. IV, Fig. 1, 2.

Bei den Batrachiern verläuft der Muskel ebenfalls quer über die Unterkieferregion, wobei der hintere frontale Rand einerseits mit der Haut, anderseits mit dem Episternum verbunden ist, daher Zenker[1]) ihm den Namen M. mylosternoideus beilegt; richtiger muß die hintere Partie dieses Muskels als Petrosternoides bezeichnet werden, da sie nicht mit der Mandibula sondern dem Os petrosum in Verbindung steht.

Die Verbindung mit dem Zungenbein ist auch bei den Batrachiern indirekt, durch etwas stärkeres, in der Mittellinie befindliches Bindegewebe hergestellt[2]), jedoch zeigt sich, daß die vom Os petrosum herkommenden Bündel des Muskels teilweise sich mit dem M. stylohyoideus verbinden und so eine direkte Insertion am Zungenbein erhalten.

Dieser als M. petrosternoideus zu bezeichnende Teil des Mylohyoideus entspringt vom Os petrosum, zieht hinter dem Unterkiefergelenk nach abwärts und gewinnt dann die gleiche Richtung mit dem Mylohyoideus, so daß er nur gewaltsam von ihm zu trennen ist. Taf. II, Fig. 3, 19. Taf. IV, Fig. 3, 4.

Beim männlichen Frosch umschließt dieser Muskel die Schallblase, bei Bombinator igneus geht ein laterales Bündel in die Haut über. Taf. II, Fig. 3, 4, 19.

Die Vereinigung der rechten und linken Hälfte des Mylohyoideus ist bei Rana, Hyla und Bombinator als eine sehnige Raphe, bei Bufo als eine kleine rautenförmige Aponeurose gegeben.

2. Im Ganzen zeigen die Reptilien eine Anordnung des M. mylohyoideus, welche der bei den Amphibien sehr ähnlich ist, nur tritt hier die Scheidung in einen intermandibularen und Halsteil deutlicher zu Tage, entsprechend dem längeren und beweglichen Halse dieser Tiere. Jedoch finden wir ihn auch sehr rudimentär entwickelt, wie bei den Ophidiern, und er fehlt den fußlosen Sauriern ganz.

Die Fortsetzung des M. mylohyoideus über den Hals wird als M. subcutaneus colli bezeichnet.

Der M. mylohyoideus verhält sich bei den Cheloniern ganz wie bei den Batrachiern, er entspringt von fast der ganzen Länge

1) Zenker, Batrachomyologia. Diss. c. tab. Jena 1825.

2) Cuvier l. c. Bd. III, p. 270 führt seine Vereinigung mit dem Zungenbein an, was Meckel l. c. Bd. IV, p. 362 entschieden bestreitet

der Mandibula, von welcher nur das hintere Ende für die Inserition des Masseter frei bleibt, und vereinigt sich in der Medianlinie durch eine schmale sehnige Raphe mit dem der anderen Seite. Seine Muskelbündel treten zu einem starken Bindegewebsstratum in Beziehung, welches dem Zungenbeinkörper dicht anliegt, aber keine festere Verbindung mit demselben eingeht. Taf. II, Fig. 5. Taf. IV, Fig. 5—7. Der Halsteil, M. subcutaneus cervicis, entspringt von einer dorsalen Fascie, tritt auch mit den Querfortsätzen der Halswirbel in Verbindung und umgiebt den Hals kravattenförmig.

Lacerta besitzt an dem M. mylohyoideus einen Spanner der Haut, in welche er an der Mittellinie des Halses übergeht, nur an der vordersten Partie des M. subcutaneus colli treffen sich die Muskelbündel beider Seiten in einer selbständigen Aponeurose von dreieckiger Gestalt. Mit dem Zungenbein hat dieser Muskel darnach keine Verbindung, da sich dort, wo sich der Zungenbeinkörper befindet, zwischen diesen und den M. mylohyoideus die dicken Bündel des Sternohyoideus einschieben. Taf. II, Fig. 6, Taf. IV, Fig. 8.

Den fußlosen Sauriern fehlt, wie schon erwähnt, der M. mylohyoideus vollständig.

Bei den Ophidiern stellt der M. mylohyoideus einer jeden Seite ein Dreieck dar, dessen Spitze nach außen am hinteren Ende der Mandibula dessen Basis in der Medianlinie liegt. Nur bei den Ophidiern tritt der Mylohyoideus in direckte feste Verbindung mit dem Zungenbein. Taf. IV, Fig. 10. Die vordersten Muskelbündel beider Seiten bilden einen mehr weniger spitzen, die hintersten einen stumpfen nach hinten offenen Winkel an ihrer Vereinigung in der Medianlinie. Taf. II, Fig. 7, 8.

Um diesen verschiedenen Formen des Muskels gerecht zu werden, hat man ihm verschiedene Namen gegeben: so nennt ihn Stannius [1]) intermandibularis, Nuhn [2]) transversus mandibulae, Dugés [3]) sous-massillaire, welchen sich auch Ecker [4]) anschließt mit einem submaxillaris. Zweckmäßig folgt man Cuvier [5]) und Meckel [6]) mit der Bezeichnung mylohyoideus für diesen Muskel.

---

1) Stannius l. c. Bd. II, p. 179
2) Nuhn, Lehrbuch d. vergl. Anatomie Bd. II, p. 517.
3) Dugés, Recherches sur l'osteologie.
4) Ecker, Anat. d. Frosches Bd. I.
5) Cuvier l. c. Bd. III, p. 270.
6) Meckel, l. c. Bd. IV, p. 321.

Unter diesem eben beschriebenen subkutanen transversalen Muskel, dem M. mylohyoideus, treten nun jene Längsmuskeln auf, welche nach Huxley die Fortsetzung der ventralen Längsmuskeln sind und in ihrer Kontinuität durch die Einschaltung des Visceralskelettes unterbrochen in jene in der Einleitung bezeichneten Gruppen zerfallen. Diese Einschaltung des Visceralskelettes ist keine plötzliche, sondern tritt allmählich ein, so daß wir wohl auch einzelne Muskelbündel finden, welche, abgesehen von einigen sehnigen Inskriptionen, welche sie in Bauch- und Brustgegend erfahren, sich direkt von der Schambeinsymphyse bis zur Mandibula verfolgen lassen.

M. sternohyoideus.

1. Bei den Urodelen erscheint nach Entfernung des Schultergürtels ein Muskelzug, der in seiner Gesamtheit den Beweis liefert, daß die Muskulatur des Visceralskelettes durch Abgliederung aus einer auf der Ventralseite des Rumpfes und Halses angebrachten Längsmuskulatur entstanden ist, indem er nach seinen Angriffspunkten in zwei Hauptteile zerfällt: einen Rumpf-Unterkiefer und einen Rumpf-Zungenbein-Zungen-Muskel, deren letzterer das Analogon des M. sternohyoides einschließt. Jeder dieser beiden Teile bezieht seine Bündel aus drei Quellen: aus den Längsmuskeln der ventralen Körperseite, vom Sternum, vom Schultergürtel, stellt also einen M. pubio-sterno-omo-genoideus, bezw. einen M. pubio-sterno-omo-hyoglossus dar. Der erstgenannte Muskel liegt der ventralen Oberfläche näher, während sich der zweite in der tieferen, d. h. der Mundhöhle näher gelegenen Schichte befindet. Der oberflächliche Teil des Muskels, den ich als pubio-sterno-omo-genoideus bezeichnet habe, hat mit dem Zungenbein keine Verbindung, sondern geht nach der Vereinigung seiner drei Ursprungszacken an die Symphyse des Unterkiefers, er erfährt aber bei Salamandra atra eine sehnige Inskription, welcher bei Salamandra maculosa der als Os tyreoideum beschriebene Knorpel entspricht.

Die mittlere der drei Ursprungszacken dieses Muskels stellt die Fortsetzung des M. rectus abdominis, also den M. pubiogenoideus dar (pg. Taf. II, Fig. 9, 10, 11) und legt sich am Sternum vorüberziehend der medialen Zacke dicht an, mit welcher sie weiterhin verschmilzt. Diese mediale Zacke entspringt als breites Bündel vom Sternum, ist also als sterno-genoideus (stg. Taf. II, Fig. 10) zu bezeichnen. Diese beiden Muskelbäuche

ziehen nun zu einem Ganzen vereinigt neben der Medianlinie nach vorn und nehmen etwa in der Mitte der Länge des sternogenoideus die vom M. omohyoideus stammende dritte Zacke als omogenoideus (og. Taf. II, Fig. 10) auf. Nach der Vereinigung dieser drei Zacken nimmt der Muskel eine mehr walzenförmige Gestalt an und inseriert dicht neben der Symphysis mandibulae nach außen vom Ursprung des M. genioglossus. Auch Meckel[1]) kennt diese drei Ursprünge des M. sternohyoideus ebenso wie Cuvier, der dem Muskel den Namen pubio-hyoideus gibt.

Dieser Muskel ist also in der That eine Fortsetzung der Längsmuskeln der ventralen Körperseite über die Region des Schultergürtels hinaus bis zur Mandibula und die Differenzierung, welche dieselbe durch Einschaltung des Visceralskelettes erfährt, tritt erst bei dem gleich zu beschreibenden tiefer gelegenen Teil des in Rede stehenden Muskels in die Erscheinung.

Trägt man nämlich den oberflächlichen Teil des Muskels ab (Taf. II, Fig. 10), so wird seine Homologie mit dem Sternohyoides der höheren Tiere sofort kenntlich, der Unterschied besteht nur darin, daß er außer vom Sternum noch Muskelbündel vom Rectus abdominis und vom Omohyoideus bezieht und nicht mit allen seinen Bündeln am Zungenbeinapparat endet, sondern teilweise auch in die Substanz der Zunge ausstrahlt. Taf. II, Fig. 10, 11. Seine drei Ursprungszacken sind in gleicher Weise, wie dies oben beschrieben wurde, angeordnet: die mediale kommt als eigentlicher M. sternohyoideus vom Sternum, die mittlere vom Rectus abdominis, die laterale vom M. omohyoideus. Wir haben es also mit einem sterno-hyoideus, pubio-hyoideus und omohyoideus zu thun. Nach der Vereinigung dieser drei Zacken, die in gleicher Höhe erfolgt, wendet sich der pubio-sterno-omohyoideus dorsal vom pubio-sterno-omo-genoideus nach der Medianlinie, neben welcher er eine Zeit lang verläuft. Taf. II, Fig. 10, 12. Ein Teil seiner Bündel setzt sich nun an die beiden Keratobranchialbogen an, während der Rest, den ich Taf. II, Fig. 10, 12 als triceps glottidis, trgl., bezeichnet habe, zwischen den beiden genannten Bogen dorsalwärts zieht, um in die Zunge auszustrahlen. Auf diesen Teil des Muskels werde ich noch bei der Beschreibung des M. hyoglossus zurückzukommen haben.

Bei den Anuren tritt der M. sternohyoideus nunmehr als solcher auf, d. h. er nimmt seinen Ursprung ganz oder der Haupt-

---

1) Meckel, l. c. Bd. III. 103. Bd. IV. 341.

sache nach vom Sternum und inseriert am Zungenbein. Nur bei Rana verbindet sich noch eine vom Abdomen herkommende Zacke als Fortsetzung des Rectus abdominis mit ihm. Die direkte Fortsetzung bis an die Mandibula ist bei den bei uns einheimischen Anuren verschwunden. Seinen Ursprung nimmt der M. sternohyoideus der Anuren vom Sternum und dem Processus xiphoides, so daß ihm Dugés den Namen des sterno-xipho-hyoides gibt.

Jener Muskelzug, welcher bei Rana vom Rectus abdominis herkommend in ihn übergeht, legt sich dem Muskel an seinem äußeren Rande dicht an. Der ursprünglich platte Muskel rollt sich nun in der Weise zusammen, daß seine lateralen Bündel am hinteren Teile des Basibranchiale inserieren, während die medialen über diese hinweg nach dem vorderen Teile desselben gehen und die zwischenliegenden Bündel sich auf die Strecke zwischen der Insertion der medialen und jener der lateralen verteilen, so daß die Insertion des ganzen Muskels streifenförmig auf der ventralen Fläche des Basibranchiale angeordnet ist und zwar seitlich von der Mittellinie, zwischen der Insertion der beiden Bäuche des Geniohyoideus. Taf. II, Fig. 13, 17. sth.

An die bei den Urodelen bestehende Schichtung des Muskels in einen oberflächlichen und tiefer liegenden Teil finden wir auch bei den Anuren eine Erinnerung, indem wir nach Entfernung des eben beschriebenen Muskels ein zartes Muskelbündel treffen, welches vom Sternum zum Keratobranchiale geht und sich an diesem anheftet. Taf. II, Fig. 16, 18 sth'.

Die krötenartigen Anuren, Bufo und Bombinator, zeigen dieselbe Anordnung des M. sternohyoideus wie Rana, nur fehlt ihnen, wie schon angedeutet, die vom Rectus abdominis als pubiohyoideus herstammende Zacke. Taf. II, Fig. 14—16.

Die Untersuchung dieses Muskels auf Querschnitten fügt obiger Beschreibung nichts neues hinzu; sie beweist nur die mehrfache Schichtung desselben bei den Amphibien. Taf. IV, Fig. 1—4.

2. Während es bei der Darstellung des M. sternohyoideus der Urodelen keine besondere Schwierigkeit bot, die, wenn auch manchmal komplizierte Anordnung der hierher gehörigen Muskelbündel zu analysieren, begegnen wir bei den Reptilien einer weit größeren, da die als Homologa des Sternohyoideus zu betrachtenden Muskelzüge ihre Ursprungsstelle vom Sternum weg verlegen und teilweise nach außen verrücken, wodurch sie in innige Berührung mit dem Ursprung des Omohyoideus kommen, anderseits thut

der Omohyoideus dasselbe im entgegengesetzten Sinne, so daß es oft fraglich erscheint, ob man es mit einem Sternohyoideus oder Omohyoideus zu thun hat.

Diese Schwierigkeit tritt gleich bei der ersten Gruppe der Reptilien, bei den Cheloniern, auf. Wir finden hier einen Muskel, der zwar seiner verhältnismäßig mächtigen Entwickelung nach jedenfalls der Funktion des M. sternohyoideus entspricht, auch seinen Verlauf und Ansatz teilweise wenigstens mit diesem gemein hat, durch seinen Ursprung aber von den mit dem Schulterblatt verschmolzenen Coracoid Analogien mit dem Omohyoideus erhält und als solcher auch von RÜDINGER[1]) angesprochen wird. Ich werde seine Beschreibung daher später folgen lassen.

Bei den Sauriern findet sich wieder ein breites doppelt geschichtetes Muskelstratum, das vom Schultergürtel herkommend an dem Visceralskelett inseriert und mit grösserer Sicherheit, als dies bei den Cheloniern der Fall ist, als Homologon des Sternohyoideus angesprochen werden kann, wenn auch der Ursprung desselben auf das Episternum und die Clavicula verschoben ist.

Im medialen Teil gedeckt vom Sternocleidomastoideus, im lateralen durch den Ursprung des Omohyoideus und mit diesem in gleicher Richtung zieht ein dreieckiger Muskel von der ganzen Ausdehnung des Episternum und der Clavicula als Basis des Dreiecks entspringend nach vorn und inseriert am Körper des Zungenbeins und dem mittleren Drittel des Keratobranchiale I[2]). Seine medialen Fasern verlaufen in gerader Richtung nach vorn, während die lateral gelegenen immer mehr der Medianlinie zustreben, wodurch die dreieckige Gestalt des Muskels zustande kommt. Taf. III, Fig. 23—25. (sth.) In der Mitte seines Verlaufes wird er von einer sehnigen Inskription unterbrochen, welche fest mit einer gleichen des Omohyoideus zusammenhängt. Einige seiner Muskelbündel vereinigen sich mit der Aponeurose des Mylohyoideus und Subcutaneus cervicis.

Seines Ursprungs wegen wird er von FÜRBRINGER[3]) als Episternocleidohyoideus bezeichnet, und zwar als sublimis zum Unterschiede von der sogleich zu beschreibenden tieferen Schichte dieses Muskelstratums, dem M. episternocleidohyoideus profundus.

---

1) RÜDINGER, l. c.

2) CUVIER, l. c. Bd. III, pag. 271 nennt den Muskel Sternokeratoideus, weil er an das hintere Zungenbeinhorn geht.

3) FÜRBRINGER, l. c. pag. 65.

Auch dieser entspringt vom Episternum, aber nur von der medialen Hälfte der Clavicula, breitet sich dann nach außen und vorn aus, um fast am ganzen knöchernen Teil des Keratobranchiale I zu inserieren. Taf. III, Fig. 24, estclhp. (sth.)

Zwischen dem Keratobranchiale I und dem Hyoid befindet sich ein dünnes Muskelstratum, das vom Keratobranchiale I entspringend nach dem nach hinten verlaufenden Teile des Hyoid hinzieht und sich an dasselbe befestigt. Wenn auch die Richtung seiner Muskelfasern, wenigstens in den lateralen Partien von der des Episternocleidohyoideus profundus etwas abweicht und der Ursprung dieses Muskelzuges über die Insertionsstelle des Episternocleidohyoideus prof. etwas lateral hinausgerückt ist, glaube ich doch ihn für eine Fortsetzung dieses Muskels erklären zu müssen, da seine physiologische Bedeutung nur darin bestehen kann, die Mitbewegung des Hyoids mit dem Keratobranchiale I nach hinten zu vermitteln. Taf. III, Fig. 24.

Der Episternocleidohyoideus erscheint nicht in seiner ganzen Ausdehnung von gleicher Dicke, es ist vielmehr seine Hauptmasse an der Medianlinie gelegen, die lateralen Partien sind dünner, namentlich da, wo sie vom Omohyoideus gekreuzt werden, dessen Fasern von denen des Episternocleidohyoideus so wenig getrennt sind, daß es oft schwierig erscheint, die betreffenden Muskeln auf Querschnitten von einander zu scheiden. Taf. IV, Fig. 9. Bei den fußlosen Sauriern finden wir ganz ähnliche Verhältnisse der dem Sternohyoides entsprechenden beiden Episternocleidohyoides profundus und sublimis. Taf. III, Fig. 26, 27, 29, 30. Der Episternocleidohyoideus sublimis nimmt bei diesen Tieren auch noch Fasern von der Haut her auf (Taf. III, Fig. 26), um dadurch für den fehlenden Subcutaneus colli transverus s. Mylohyoideus einzutreten. Der Episternocleidohyoideus profundus zerfällt in einen medialen Teil, der vom Episternum zum Zungenbein geht, als ein M. episternohyoideus und einen lateralen Teil, der vom Episternum ebenfalls ausgehend durch die Clavicula unterbrochen in einen Episterno-clavicularis und einen Claviculo-hyoideus sich trennt. Taf. III, Fig. 27, esth, clh, estcl.

Die Fortsetzung des Episternocleidohyoideus über das Keratobranchiale hinaus an's Hyoid ist hier bedeutend schwächer entwickelt, als dies bei den Lacertiliern der Fall ist, und stellt lediglich ein dünnes, schmales Muskelstreifchen dar, das einen sagittalen Verlauf nimmt. Taf. III, Fig. 27.*

Den Ophidiern fehlt mit dem Sternum der Sternohyoideus

als solcher, jedoch findet sich bei ihnen ein Muskelzug, der das Homologon des Sternohyoideus darstellt und der von der ersten Rippe zum hinteren Teil des Unterkiefers sich begibt. Dieser Muskel wird als costomaxillaris (CUVIER) bezeichnet. Taf. III, Fig. 31—34. gcst.

Bei manchen Vertretern dieser Klasse z. B. bei Coluber besitzt er eine sehnige Inskription. Seine Insertionsstelle an der Mandibula verschmilzt mit dem Ursprung des Geniohyoideus und es kann sein, daß er durch Austausch von Fasern mit demselben einigen Einfluß auf die Bewegung des Visceralskelettes gewinnt.

M. omohyoideus.

Bei den niederen Wirbeltieren, Amphibien und Reptilien, nimmt der Omohyoideus eine weit hervorragendere Stellung in der Muskulatur des Visceralskelettes ein, als dies bei den höheren Wirbeltierklassen der Fall ist.

So leicht seine Darstellung bei den Amphibien gelingt, so schwer erscheint es bei den Reptilien die Frage zu lösen, welcher von den zwischen Schultergürtel und Zungenbein befindlichen Muskelzügen als Homologon des Omohyoideus anzusprechen ist. Ebenso schwierig ist die Ableitung desselben von der Rumpfmuskulatur. SABATIER[1]) bezieht ihn auf den M. serratus mj., dessen oberste Zacke er darstellen soll, die ihren eigentümlichen Verlauf nach vorn durch Abrücken des Zungenbeins vom Schultergürtel erhält. GEGENBAUR[2]) bringt ihn in Verwandtschaft mit dem M. rectus abdominis und leitet mit Hilfe der Reptilien dessen Teilung in drei Muskeln ab: M. sterno-hyoideus, cleidohyoideus, omo-hyoideus. ALBRECHT[3]), der ihn bei den Urodelen näher beschreibt, dabei aber seine Vereinigung mit dem M. pubiohyoglossus gänzlich übersehen zu haben scheint, tritt der Ansicht GEGENBAUR's entschieden entgegen und führt unter seinen Gründen an, daß GEGENBAUR gänzlich die Verhältnisse dieses Muskels bei den Amphibien ignoriere, welche ja der Anordnung desselben beim Menschen so sehr nahe stehe. ALBRECHT

---

1) SABATIER, Comparaison des ceintures et des membres pag. 133.

2) GEGENBAUR, Über den Omohyoideus und seine Schlüsselbeinverbindung. Morph. Jahrb. I, 2.

3) ALBRECHT, Beitrag z. Morphologie d. Omohyoideus. p. 15—17

schließt sich HUMPHRY[1]) an, der ihn auf den M. obliquus abdominis internus zurückführt.

1. Der Omohyoideus der Amphibien, der von MECKEL[2]) als solcher erwähnt wird, mit der Angabe, daß er auf die vordere Extremität wirke, entspringt, wie schon CUVIER[3]) beschreibt, unter dem Halse der Scapula[4]) und begibt sich im Bogen nach vorn, unten und innen zum Zungenbeinapparate.

Der Omohyoideus der Urodelen erfährt nach kurzem Verlaufe eine Teilung. Seine medial gelegene Hälfte vereinigt sich rasch mit dem M. pubiosternoglossus als dessen dritte Ursprungszacke, wodurch dieser Muskel als triceps glottidis bezeichnet werden kann.

Der laterale Teil des Omohyoideus geht noch eine längere Strecke selbständig weiter, bis er vom pubio-sterno-genoideus aufgenommen wird. Mit dem Visceralskelett tritt er also nicht direkt, sondern durch Vermittelung der genannten Muskelzüge in Verbindung. Taf. II, Fig. 10, 11.

Der Omohyoideus der Anuren verläuft ungeteilt als verhältnismäßig starker Muskel von der gleichen Ursprungsstelle wie bei den Urodelen nach der Platte des Zungenbeins zu, an welcher er sich medianwärts vom Keratobranchiale III hinter der Insertion des Sternohyoideus befestigt. Taf. II, Fig. 13—15. Taf. IV, Fig. 4 oh.

Der Omohyoideus der Amphibien ist nach MECKEL[2]) weniger Rückwärtszieher des Zungenbeins als Heber des Schulterblattes, weil bei diesen Tieren das Zungenbein fester stehe als das Schulterblatt. Der Omohyoideus dürfte aber nach meiner Ansicht kaum auf die vordere Extremität wirken, sondern ich glaube, daß dieser Muskel hauptsächlich beim Schluckakt in Thätigkeit tritt, wobei er das Zungenbein nach hinten ziehen zu helfen wohl im stande ist, da diese Tiere beim Schlucken die vordere Extramität durch Aufstützen auf die Unterlage fixieren.

2. Auf die Schwierigkeit der Scheidung des Omohyoideus der Reptilien vom Sternohyoideus habe ich schon oben bei Besprechung dieses Muskels hingewiesen und die Beschreibung der Rumpf-

---

1) HUMPHRY. Observations in Myology. pag. 14 u. 15.

2) MECKEL, l. c. Bd. III, pag. 161, 162. Bd. IV, pag. 329.

3) CUVIER, l. c. Bd. I, pag. 237.

4) DUGÈS bezeichnet ihn deshalb als M. interscapula-hyoideus.

zungenbeinmuskeln der Chelonier auf diese Stelle verschoben. Die Stellung des bei diesen Tieren einfach geschichteten Muskelbandes, das vom Schultergürtel zum Visceralskelette hinzieht, war lange Zeit strittig, je nachdem der Knochen, von welchem er entspringt, als Clavicula (Carus, Rathke, Meckel) oder als Coracoid aufgefaßt wurde, Rüdinger[1]) hat nun nachgewiesen, daß dieser Knochen durch Verschmelzung des Schulterblattes mit dem Coracoid entstanden ist, der Muskel demnach als Omohyoideus zu betrachten sei, dessen Ursprungsstelle durch den Mangel eines eigentlichen Schulterblattes verschoben ist.

Dieser Muskel zieht von außen und hinten in leichtem Bogen erst nach unten und vorn, um in der Mitte von einer Inscriptio tendinea unterbrochen mit dem größten Teil seiner Fasern am Keratobranchiale I[2]) zu inserieren. Die tiefer gelegenen Fasern desselben werden vom Keratobranchiale II unterbrochen und setzen sich von diesem zum Keratobranchiale I als eine tiefere Schichte des Omohyoideus fort. Einige Muskelbündel erreichen in schiefer Richtung die Copula sowohl direkt als auch vom Keratobranchiale I aus, welche ich ebenfalls als Fortsetzung des Omohyoideus betrachte[3]). Taf. III, Fig. 21. Taf. IV, Fig. 6, 7.

Vom lateralen Rande des Omohyoideus zweigt sich ein Muskelbündel nach innen und oben ab, welches sich in den Oesophagus begibt etwas hinter der Mitte zwischen Schultergürtel und Zungenbein. An der gleichen Stelle tritt in die Muscularis des Oesophagus ein vom distalen Ende des Keratobranchiale I kommendes Muskelbündel ein. Taf. III, Fig. 22. Diese beiden Muskelbündel sind als M. omo-oesophagus und M. hyo-oesophagus zu bezeichnen. Dieselben sind schon bei Cuvier[4]) erwähnt, während sie Meckel übersehen zu haben scheint. Den neueren Autoren sind sie nicht entgangen. Auf der rechten Seite sind dieselben stärker entwickelt als links, wo sie die Trachea zu umgreifen haben. Ihr hauptsächlichster Zweck scheint die Leitung des Oesophagus zu sein bei den Exkursionen des Kopfes in sagittaler Richtung.

---

1) Rüdinger, Die Muskeln d. vorderen Estremitäten, pag. 55.

2) Cuvier, l. c. pag. 270, Bd. III.

3) Meckel, l. c. Bd. IV, pag. 378 führt dieses Muskelbündel gesondert auf, als vom vorderen Horn zur Copula gehend.

4) Cuvier, l. c. Bd. III, pag. 270.

Die Lacertilier besitzen ein schmales Muskelbündel, das am lateralen Rande des M. episternocleidohyoideus sublimis vom Schultergürtel entspringend den genannten Muskel teilweise deckend und in gleicher Richtung mit ihm verlaufend nach der Copula des Visceralskelettes hinzieht, an welcher seine Fasern eng vermischt mit denen des Episternocleidohyoideus sublimis inserieren. Taf. III, Fig. 23, 25. Taf. IV, Fig. 9.

In der Mitte seines Verlaufes wird der Muskel von einer sehnigen Inskription unterbrochen, die mit der in gleicher Höhe liegenden des Episternocleidohyoideus sublimis eng zusammenhängt. Taf. III, Fig. 23. Nach RÜDINGER[1]) haben wir in diesem Muskel einen Omohyoideus vor uns. MECKEL[2]) und FÜRBRINGER[3]) führen auch einen Omohyoideus bei den fußlosen Sauriern an und zwar sagt der letztere vom M. episternocleidohyoideus sublimis, daß derselbe im lateralen Teile einem Omohyoideus entspräche. In der Form wie bei den Lacertiliern ist ein Omohyoideus bei den fußlosen Sauriern nicht vorhanden.

Den Ophidiern mangelt der Omohyoideus.

M. geniohyoideus.

Als Fortsetzung der Längsmuskulatur der ventralen Körperseite über die Region des Visceralskelettes bis zum Unterkiefer finden wir bei den Amphibien und Reptilien einen Muskelzug, der bei allen bei uns heimischen Klassen derselben in zwei Muskeln zerfällt. Ich habe beide in den Abbildungen als M. geniohyoideus bezeichnet und werde sie auch als solche beschreiben, wenn ich auch den einen derselben als den hyomandibularen oder vorderen Bauch des Biventer maxillae inferioris der höheren Tiere anzusprechen geneigt bin.

Nach ihrer Topographie lassen sich die beiden M. geniohyoidei als einen medialen und einen lateralen bezeichnen, von welchen ersterer die Fortsetzung des Sternohyoideus, letzterer das Homologon des vorderen Bauches des Biventer maxillae dar-

---

1) RÜDINGER, l. c. pag. 66.

2) MECKEL, l. c. Bd. IV, pag. 391.

3) FÜRBRINGER, die Knochen und Muskeln d. vorderen Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern pag. 65. u. ff.

stellt und jenem gegenüber eine größere Selbständigkeit der Entwickelung besitzt.

a) M. geniohyoideus medialis. gh.

Schon bei Betrachtung des Sternohyoideus der Urodelen haben wir gesehen, daß ein Muskelzug von dem Rumpfe her mit Übergehung des Visceralskelettes an die Mandibula herankommt, und daß derselbe als ein Teil des Sternohyoideus zu betrachten sei. Hier müssen wir dem noch beifügen, daß dieser Muskel auch gleichzeitig von der Region des Visceralskelettes an die Bedeutung eines Geniohyoideus erhält und als solcher auch kleine Muskelbündel vom Basibranchiale und Keratobranchiale I aufnimmt. In seiner Gesamtheit ist dieser Muskel also nach Ursprung und Ansatz als M. pubio-sterno-omo-hyo-genoideus zu bezeichnen. Derselbe liefert uns durch seine Anordnung den Beweis, daß auch der Geniohyoideus und zwar derjenige, welcher nach seiner Lage neben der Medianlinie als Geniohyoideus medialis zu bezeichnen ist, ebenso wie der Sternohyoideus von der Längsmuskulatur der ventralen Körperseite hergeleitet werden muß. Auf Querschnitten erscheint der Muskel als plattes ziemlich breites Bündel. Taf. II, Fig. 10, 11. Taf. IV, Fig. 1.

Den Rumpfzungenbeinmuskeln gegenüber selbständigen Ursprung besitzt der Geniohyoideus medialis der Anuren, wenn wir auch hier bei Bobinator nur einem kleinen Muskelbündelchen begegnen, das gemeinsam mit dem Hyoglossus entspringt, so sehen wir bei Bufo und Rana ganz ansehnliche Bündel vom Hyoglossus sich loslösen und an die Mandibula resp. das Dentale herangehen. Taf. II, Fig. 13, 15—17. Auf dem Querschnitt ist er vom Hyoglossus deutlich abzugrenzen. Taf. IV, Fig. 3.

2. Auch bei den Cheloniern tritt der Geniohyoideus medialis noch nicht als völlig selbständiger Muskel auf, sondern ist in seinen seitlichen Partien mit dem Geniohyoideus lat. und Hyoglossus eng verbunden, was in Bezug auf letzteren namentlich auf Querschnitten der proximalen Halsregion deutlich wird. Taf. IV, Fig. 6—8. Seinen Ursprung nimmt der Muskel, wenn wir die Mandibula dem Zungenbein gegenüber als Punktum fixum betrachten, sehnig von der Symphysis mandibulae, zieht erst gerade nach hinten, dann, wenn er das proximale Ende der Keratobranchiale I erreicht hat, folgt er demselben nach außen, wobei er sich an diesem Skeletteile befestigt. Taf. II, Fig. 21.

Taf. IV, Fig. 40, 41. Prinz Ludwig Ferdinand[1]) beschreibt diesen Muskel als einen zweischichtigen und bezieht den oberflächlichen auf den vorderen Bauch des Biventer maxillae, welcher Ansicht ich mich aber nicht anschließen kann, sondern als solchen den in der Folge zu beschreibenden Geniohyoideus lateralis betrachten möchte und den medialis als das Homologon des Geniohyoideus der höheren Tiere erachte.

Der Geniohyoideus medialis der Saurier ist ein mächtiger Muskel, der von der vorderen Hälfte der Mandibula entspringt und gerade nach hinten zum Keratobranchiale I und zur Copula hinzieht, an denen er seine Insertion findet. Taf. III, Fig. 23, Taf. IV, Fig. 8.

In gleicher Weise verhält sich dieser Muskel bei den fußlosen Sauriern, nur rückt die Ursprungsstelle desselben mehr gegen die Mitte des horizontalen Unterkieferastes zu. Taf. III, Fig. 26, 29.

Bei den Ophidiern existiert nur ein Geniohyoideus, welchen ich dem Geniohyoideus medialis der Amphibien und der übrigen Reptilien gleichstelle. Derselbe entspringt wie bei den fußlosen Sauriern etwas entfernt von der Symphysis mandibulae, geht von hier nach hinten an die Hyoidbogen, welche er mit seiner Insertion umgreift. Taf. III, Fig. 31—34. Taf. IV, Fig. 10.

b) M. geniohyoideus lateralis. gh′

Der Geniohyoideus lateralis überwiegt bedeutend den medialis bei den Urodelen. Er zeigt eine eigentümliche Zweiteilung, welche gewöhnlich als Keratohyoideus externus und internus beschrieben wird. Ich fasse beide Teile als zusammengehörig unter dem Namen Geniohyoideus lateralis als einen Muskel auf.

Die Teilung dieses Muskels in zwei Züge hat ihren Grund in der Form des Visceralskelettes, dessen Hyoidbogen nicht fest mit den übrigen Teilen verbunden ist. Der Geniohyoides entspringt neben der Symphyse der Mandibula und geht auch eine Verbindung mit der hier befindlichen und als Submentalis bezeichneten Verstärkung des Mylohyoideus ein. Seine Insertion findet der Muskel am distalen Ende des Hyoides, das er mit seinen Fasern umgreift. Taf. II, Fig. 9—11. Taf. IV, Fig. 1 gh′.

---

1) Prinz Ludwig Ferdinand l. c. pag. 63.

Seine Bezeichnung als Keratohyoideus ext. kann ich nicht acceptieren, weil dieselbe den Muskel nicht genügend charakterisiert.

Der andere Teil des Geniohyoideus, der als Keratohyoideus internus bezeichnet wird, entspringt vom distalen Ende des Keratobranchiale I resp. bei Triton vom Epibranchiale und inseriert nach einem dem oben beschriebenen anderen Teil des Geniohyoideus parallelen Verlauf am vorderen schaufelförmigen Ende des Hyoids. Nach Ursprung und Ansatz ist er also ein Keratobranchio-hyoides resp. Epibranchio-hyoides. Taf. II, Fig 9 bis 12. Taf. IV, Fig. 1, 2. Die Kontraktion beider Muskeln kann eine Bewegung der Mandibula unterstützen, indem der eine das Hyoid gegen das Visceralskelett fixiert, der andere dann das Unterkiefer gegen dieses heranzieht. Anderseits können diese Muskeln eine Bewegung des Visceralskelettes in sagittaler Richtung befördern.

Der Geniohyoideus lateralis der Anuren entspringt neben dem medialis von der Mandibula und begibt sich jenem zuerst dicht anliegend, dann nach außen an den lateralen Rand des Basibranchiale und an das Keratobranchiale III, an welchem er sich befestigt neben der Insertion des Sternohyoideus. Im Vergleich zum Geniohyoideus medialis ist dieser Muskel stark entwickelt, wodurch er an die entsprechenden Verhältnisse bei den Urodelen erinnert. Der Geniohyoideus der Anuren, Taf. II, Fig. 13, 14, 16—18, Taf. IV, Fig. 3 zeigt die Eigentümlichkeit, daß er nicht am Hyoidbogen inseriert oder auch sich nur teilweise direkt mit ihm verbindet, sondern an das Keratobranchiale herangeht. Als Grund hierfür glaube ich annehmen zu müssen, daß der Hyoidbogen in seinem distalen Ende nicht frei ist, sondern von anderen unter den Amphibien nur den Anuren eigentümlichen Muskeln in Anspruch genommen wird und deshalb für ihn das Keratobranchiale III eintritt.

Dieser letztere Umstand scheint mir darauf hinzuweisen, daß der mediale Bauch des Geniohyoideus lat. der Urodelen, der Keratobranchiohyoideus, einen Teil des Geniohyoideus lat. wirklich darstellt, wie ich das oben beschrieben habe. Ich glaube also, daß sich die Anordnungsformen des Geniohyoideus lateralis bei Urodelen und Anuren für die Deutung dieses Muskels gegenseitig ergänzen.

2. Bei den Reptilien ist der Geniohyoideus lateralis vollständig getrennt vom medialis und wurde als selbständiger

Muskel auch von allen Autoren aufgefaßt[1]). Derselbe entspringt nicht von der Symphyse der Mandibula, sondern verschiebt seinen Ursprung mehr oder weniger in der Richtung gegen den Unterkieferwinkel und befestigt sich am Hyoid oder einem Keratobranchiale, wodurch er seine Analogie mit dem Geniohyoideus der Amphibien erweist.

Der Geniohyoideus lateralis der Chelonier entspringt nahe dem Unterkieferwinkel, besitzt eine drehrunde Gestalt und verläuft etwas nach außen und nach hinten an das knorpelige Ende des Keratobranchiale I, das hier die Rolle des rudimentären Hyoids übernommen hat. Taf. III, Fig. 21, Taf. IV, Fig. 6 gh'.

Der Geniohyoideus lateralis der Saurier hat eine ganz ähnliche Beschaffenheit. Er entspringt etwas hinter der Mitte des horizontalen Unterkieferastes in zwei Bündeln und inseriert mit dem lateralen etwa in der Mitte des äußeren Hyoidschenkels, mit dem medialen an der herzförmigen Platte des Hyoids.

Beide Bündel verlaufen dicht nebeneinander und unter sich parallel in sagittaler Richtung.

Die eigentümliche Anordnung des Hyoids bei den Sauriern macht es erforderlich, daß auch an dem Winkel des medialen und lateralen Schenkel desselben ein Muskelzug angebracht sei, um die gleichmäßige Bewegung dieses elastischen knorpeligen Skeletteiles zu ermöglichen. Wir finden auch in der That noch einen fächerartigen Muskel, der von der Mandibula an die genannte Stelle kommt. Auch dieser Muskel ist zum Geniohyoideus lat. zu rechnen, da derselbe nicht von der Symphysis mandibulaea sondern von einem lateral gelegenen Punkte des Unterkiefers entspringend an einem distalen Teile des Zungenbeinapparates inseriert. Taf. III, Fig. 24, 25 gh' gh''. Taf. IV, Fig. 8, 9 gh'.

Die fußlosen Saurier besitzen nur diesen fächerförmigen Geniohyoideus lateralis Taf. III, Fig. 28, 30.

Die Eigenartigkeit scheint ihren Grund darin zu haben, daß die Gestalt des Hyoids so beschaffen ist, daß lediglich der Zug dieses Muskels genügt, um es in sagittaler Richtung zu bewegen, wie ja auch der Antagonist dieses Muskels die Fortsetzung des Episternocleidohyoideus profundus zwischen Keratobranchiale I und Hyoid nur ein schmaler Muskelstreif ist.

---

1) Cuvier l. c. Bd. III p. 278: Hornkiefermuskel.

M. stylohyoideus.

Als Anhang zu den beiden eben beschriebenen Genioglossus lateralis und medialis haben wir noch einen Muskelzug zu betrachten, welcher von den bei uns einheimischen Amphibien und Reptilien nur den Anuren eigentümlich ist. Es ist dies der Stylohyoideus, der vom Os petrosum herkommend sich fächerförmig ausgebreitet an den Zungenbeinapparat ansetzt und uns erst wieder bei höheren Tierklassen im BLUMENBACH'schen Bouquet wieder begegnet. Von NUHN [1]) wird er der oben im Eingang erwähnten Gruppe der Genio-mylo-stylo-hyoidmuskeln hereingezogen, weil er vermöge seiner Anordnung wirklich dazu im stande ist, das Zungenbein dem Unterkiefer und auch der Schädelbasis zu nähern.

Dieser Muskel, von ECKER als Petrohyoideus [2]) bezeichnet, wurde schon von CUVIER [3]) als das Homologon des Stylohyoideus beim Menschen erkannt, während ihn MECKEL [4]) für identisch mit dem sogenannten Unterkiefer-Hornmuskel (Geniohyoideus lat.) der Saurier hält.

Der Stylohyoideus entspringt nicht nur von dem mit der Pars petrosa verbundenen distalen Ende des Hyoids, welches er vollständig umgibt, sondern auch von der ventralen Fläche des Felsenbeins und breitet sich dann nach hinten und gegen die Medianlinie hin fächerförmig aus.

Seine Insertion findet der Muskel an der lateralen Kante des Hyoids und am Keratobranchiale III und IV. Taf. II, Fig. 16, 19, 20. Taf. IV, Fig. 4.

Insoweit der Stylohyoideus von der Pars styloidea des Hyoidbogens entspringt und sich an den beiden Keratobranchialbogen befestigt ist er ein Zwischenbogenmuskel, wie wir solche schon bei den Urodelen und Reptilien als Fortsetzungen anderer Muskeln kennen gelernt haben und wir haben von diesem Standpunkte aus betrachtet in dem Stylohyoideus keinen neuen Muskel vor uns, sondern nur eine durch besondere Umstände bedingte Modifikation eines auch bei den übrigen Amphibien und Reptilien vorkommenden Muskels.

---

1) NUHN, Vergl. Anat. II, pag. 518.

2) DUGÈS, mastohyoidien und Rupéo-cérato-hyoidien, KLEIN, Basihyoideus und Stylohyoideus.

3) CUVIER, l. c. Bd. III, p. 272.

4) MECKEL l. c. Bd. IV, p. 330.

Durch die Befestigung des Hyoids am Schläfenbein verändert der Muskel seinen physiologischen Wert, er wird statt eines Zurückziehers des Hyoids ein Hilfsmuskel für die Bewegung des Zungenbeinapparates nach vorn und außerdem wird er ein Heber des hinteren Teiles des Visceralskelettes. Mit Übernahme dieser Arbeit muß er sich aber auch vergrößern, was dadurch geschieht, daß sein Ursprung auf die nächstliegenden festen Skeletteile sich ausbreitet und es entsteht so ein Petro-hyoideus.

Cuvier teilt den Stylohyoideus in 3 Teile, je nach ihrem Ansatze. Der vorderste Teil geht zum Basibranchiale, der mittlere zum Keratobranchiale III, der hinterste zum Keratobranchiale IV. Die beiden erstgenannten inserieren neben der Insertion des Geniohyoideus lateralis, welchen ich als den vorderen Bauch des Biventer maxillae inferioris der höheren Tiere aufgefaßt habe und durch diese Anordnung erscheint der in Rede stehende Teil des Stylohyoideus als der hintere Bauch des Biventer.

Erinnern wir uns nun, daß wir in dem Stylohyoideus einen Zwischenbogenmuskel erkennen müssen, so ergibt sich daraus, daß das Homologon des hinteren Bauches des Biventer maxillae inferioris in einem Zwischenbogenmuskel zu suchen sei. Es wäre eine sehr interessante Aufgabe dieser Frage durch eine größere Reihe vergleichender Untersuchungen näher zu treten, die jedoch den Rahmen dieser Studie weit überschreitet.

Beim männlichen Frosch erhält auch der die Schallblase umschließende Teil des Mylohyoideus Fasern aus der Gegend des Ursprungs des Stylohyoideus. Taf. II, Fig. 19.

M. hyoglossus.

Dieser Muskel bildet jene in der Einleitung genannte zweite Abteilung der Muskulatur des Visceralskelettes. In eine detaillierte Darstellung desselben mußte eine mikroskopische Beschreibung der Binnenmuskulatur der Zunge einschließlich des Genioglossus hereingezogen werden. Ich muß mich jedoch darauf beschränken, lediglich seine makroskopischen Beziehungen zum Visceralskelett und seine Stellung zu den übrigen Muskeln desselben zu erörtern, was ich umsomehr thun darf, als dieses Kapitel der vergleichenden Anatomie in der schon mehrfach erwähnten Arbeit des Prinzen Ludwig Ferdinand von Bayern über die Zunge der Wirbeltiere eine so umfassende Bearbeitung erfahren hat, daß ich nur eine Wiederholung des hier einschlägigen Teils des dort Nieder-

gelegten geben könnte. Ich verweise daher auf die genannte Abhandlung.

1. Den Hyoglossus der Urodelen mußte ich schon oben bei der Beschreibung der eigentümlichen Gestaltung des Sternohyoideus erwähnen. Wir haben dort gesehen, daß der dem Sternohyoideus entsprechende Muskel seine Bündel aus drei Quellen bezieht, sich nur mit einem Teil seiner Fasern an den Zungenbeinapparat befestigt und den größten Teil seiner Masse zwischen den beiden Keratobranchialbogen nach oben in die Substanz der Zunge entsendet. Mit Rücksicht auf die drei Ursprungszacken dieses Muskelzugs von den Längsmuskeln der ventralen Körperseite, dem Brustbein und dem Schulterblatt habe ich für denselben die Bezeichnung Triceps glottidis gewählt.

Diesem gesellen sich Muskelfasern zu, welche vom Basibranchiale, dem Keratobranchiale primum und secundum ihren Ursprung nehmen und dadurch dem Muskel erst die Berechtigung verleihen den Namen Hyoglossus zu führen. Diese Anordnung des Hyoglossus bei den Urodelen beweist uns, daß wir auch in ihm eine Fortsetzung der Längsmuskulatur der ventralen Körperseite zu sehen haben, welche durch die Einschaltung des Visceralskelettes erst allmählich in selbständige Muskeln sich differenziert. Taf. II, Fig. 10—12. trgl. Ein Teil seiner Fasern verläuft nach vorn, verflicht sich nach der Darstellung des Prinzen Ludwig Ferdinand [1]) mit dem Genioglossus, dessen Bündel sich auch teilweise an die Processus hyoides anheften und endet in einer unter der Drüsenschichte der Zunge gelegenen Sehnenplatte. Ein anderer Teil des Muskels wendet sich nach demselben Autor nach hinten in Form einer Schleuder, wodurch er die Fähigkeit erhält, ein Protraktor für den hinteren Teil der Zunge zu werden, während er für die vorgestreckte Zunge einen Retraktor darstellt. Taf. IV, Fig. 1 hgl, *.

Bei den Batrachiern zeigt der Hyoglossus der Hauptsache nach dasselbe anatomische und physiologische Verhalten wie bei den Urodelen. Ein wichtiger Fortschritt in der Entwickelung macht sich aber hier dadurch geltend, daß die Scheidung der Schultergürtel-Zungenbeinmuskeln vom Hyoglossus vollzogen ist. Es entspringt der Hyoglossus von der ventralen Fläche des Basi-

1) Ludwig Ferdinand, kgl. Prinz von Bayern, Zur Anatomie d. Zunge, p. 17.

branchiale neben der Medianlinie und von dem Keratobranchiale IV. Der Hyoglossus entspringt gemeinschaftlich mit dem Geniohyoideus medialis, neben welchem er nach vorn verläuft bis zur halbmondförmigen Incisur des Basibranchiale, in welcher er sich nach oben und teilweise ebenso wie der Hyoglossus der Urodelen nach hinten wendet. Seine Wirkung ist daher derjenigen des Hyoglossus der Urodelen gleich. Auch von der dorsalen Seite des Basibranchiale entspringen einige Fasern, die dem Hyoglossus angehören. Taf. II, Fig. 15—18. Die stärkste Entwickelung dieses Muskels zeigt Bufo.

Der Verlauf der Hyoglossusfasern ist von seiner Umbiegungsstelle teils senkrecht aufwärts, teils longitudinal und radiär. An der Umbiegungsstelle an der vorderen Inzisur des Basibranchiale befindet sich ein Schleimbeutel[1]).

2) Die Darstellung des Hyoglossus der Chelonier ist in sofern schwierig, als sich die Fasern desselben nicht strenge und sicher von jenen des Genioglossus trennen lassen, da sich beide Muskeln sehr enge mit einander verflechten[2]). Der Hyoglossus der Chelonier entspringt teils von der oberen Fläche der Copula und dem Entoglosson und diese Fasern gehen direkt nach oben in die Substanz der Zunge, teils von den Seitenkanten der Copula, sowie den rudimentären Hyoidbogen. Es gesellen sich ihm ferner auch direkte Fasern vom Omohyoideus herkommend zu, wodurch wir wieder an die Verhältnisse bei den Urodelen erinnert werden. Endlich erhält der Hyoglossus vom Keratobranchiale I ziemlich starke Bündel, die sich namentlich gegen das distale Ende desselben schwer von den am gleichen Orte inserierenden Fasern des Geniohyoides trennen lassen. Taf. II, Fig. 21. Taf. IV, Fig. 5—7 hgl.

Der Hyoglossus der bei uns einheimischen Saurier, Lacerta und Anguis fragilis verhält sich vollkommen gleich. Er entspringt nicht von der Copula, sondern ausschließlich vom medialen Teil des Keratobranchiale I und zieht in leichten Bogen nach innen und vorn unter dem Winkel des äußeren und inneren Schenkels des Hyoids. Etwa in der Mitte der Symphysis mandibulaea und seinem Ursprung wird er von dem Genioglossus erreicht und von dessen Bündeln gekreuzt. Die Vereinigungsstelle markiert sich

1) Vergl. Pr. Ludwig Ferdinand l. c. pag. 23—26.

2) Vergl. ibid. pag. 63.

durch eine dunkel pigmentierte sehnige Einlagerung. Taf. III, Fig. 24, 27, 28, 30.

Der Muskel zieht dann nach PR. LUDWIG FERDINAND[1]) als cylinderisches Bündel innerhalb eines Muskelrings nach vorn gegen die Zungenspitze, während der Genioglossus nach außen und hinten umbiegt.

Diese Trennung von den Rumpf-Zungenbeinmuskeln hat sich beim Hyoglossus der Saurier vollständig vollzogen. Vermöge seiner Anordnung ist er ein Retractor lingnae. Taf. IV, Fig. 8, 9 hgl.

Große Ähnlichkeit mit der eben geschilderten Anordnung zeigt der Hyoglossus der Ophidier. Derselbe stellt einen langen Muskelstrang dar, dessen Ursprung das distale Ende des Hyoids umfaßt und sich noch auf eine große Strecke des Hyoidbogens fortsetzt. Seinen Verlauf nimmt der Muskel parallel mit dem Hyoid, an dessen Innenseite liegend er nach vorn zieht. In der Mitte seines Verlaufs trifft er in gleicher Weise, wie dies bei den Sauriern der Fall war, den Genioglossus, welchen er kreuzt. Sein Ende findet er ebenfalls von einem Muskelring umschlossen in der Zungenspitze. Taf. III, Fig. 31, 34. Taf. IV, Fig. 10 hgl. Mit den Längsmuskeln der ventralen Körperseite hat der Hyoglossus der Ophidier nichts gemein.

Rückblick.

Wenn wir nun einen Rückblick auf die vorliegende Untersuchung über das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien werfen, so lassen sich folgende zwei Sätze aufstellen:

1. Das Visceralskelett zeigt in seiner phylogenetischen Entwickelung den Übergang von einem aus mehreren gleichwertigen Gliedern bestehenden Organ zu einem einfacheren, hauptsächlich aus zwei Teilen, dem Körper und einem Bogenpaar zusammengesetzten, ohne daß deswegen die minder entwickelten Bogenpaare völlig verschwänden.

---

1) PR. LUDWIG FERDINAND l. c. pag. 39—49.

2. **Die Muskulatur des Visceralskelettes ist eine eigentümliche Modifikation der Längsmuskeln an der ventralen Körperseite**, hervorgerufen durch die Einschaltung des Zungenbeinapparates in diese Muskeln.

Gegen die unter I aufgestellte These scheint ein Vergleich des Visceralskelettes der Saurier mit dem der Urodelen zu sprechen. Wir finden bei ersteren gerade so viel Bogenpaare als bei letzteren, ja sogar die Bogenzahl bei Lacerta um ein Paar vermehrt. Jedoch erkennen wir, daß die drei Bogen der Urodelen einander morphologisch und physiologisch gleichwertig gegenüberstehen, während bei den Sauriern die übrigen Paare gegen eines zurücktreten, sowohl in Bezug auf ihre Entwickelung als auch in ihrer Eigenschaft als Angriffs- und Ursprungsstellen wichtiger Muskeln.

Es ist also keineswegs nötig, daß die funktionell überflüssigen Bogen verschwinden — sonst müßte das auf ein Bogenpaar beschränkte Visceralskelett der Ophidier als der vollkommenste Zungenbeinapparat angesehen werden, — auch können wir nicht mit RATHKE[1]) die bei den Reptilien außer dem Hyoid und einem Keratobranchiale vorkommenden Bogenpaare als Auswüchse des Zungenbeinkörpers betrachten, denn einmal ist gerade das Hyoid, wie wir gesehen haben, bei einer Gruppe derselben, den Cheloniern, höchst kümmerlich entwickelt, fehlt bei manchen sogar vollständig und dann werden wir doch sicherlich nicht das ganz abseits vom Zungenbeinapparate zwischen den Muskeln liegende vierte Bogenrudiment der Lacertilier als einen Auswuchs des Zungenbeins ansehen dürfen, — sondern wir sehen, daß gewisse Bogen des Visceralskeletts gleichzeitig mit der Abnahme ihrer funktionellen Bedeutung einen morphologischen Rückgang erfahren, aber bei den verschiedenen Klassen in verschiedener Zahl aus uns noch unbekannten Gründen persistieren.

Die Ableitung der Muskeln des Visceralskelettes von den Längsmuskeln der ventralen Körperseite haben wir bei jedem

---

1) RATHKE, Vorträge zur vergleichenden Anatomie d. Wirbeltiere pag. 107 erwähnt ausdrücklich 1—3 Hörnerpaare bei den Reptilien und scheint das vierte übersehen zu haben. Er sagt mit Bezug auf die Zahl: Wenn bei den über den Batrachiern stehenden Wirbeltieren das Visceralskelett mehr als zwei Paar Hörner besitzt, so sind die hinter dem zweiten Paare vorhandenen wahrscheinlich nur später entstanden und Auswüchse des Zungenbeinkörpers.

Muskel einzeln verfolgt und ein Blick auf die Rumpf-Zungenbein-Unterkiefer-Muskulatur der Urodelen zeigt auf's deutlichste, wie sich das Visceralskelett von der dorsalen Seite, von der Mundhöhle, her in die Längsmuskeln der ventralen Körperseite einsenkt und sie bei den folgenden Tierklassen mehr und mehr unterbricht, bis wir bei den Sauriern das Keratobranchiale I und das Hyoid mit dem Zungenbeinkörper als Grenzscheiden zwischen den einzelnen Muskeln eingeschoben sehen.

Besonderes Interesse bietet für die Untersuchung von diesem Gesichtspunkte aus der Stylohyoideus, der in seiner vorderen Partie dem hinteren Bauch des Biventer maxillae inf. entspricht. Ich habe oben schon angeführt, daß ich ihn für einen Zwischenbogenmuskel anzusprechen geneigt bin. Es wäre nun eine dankbare Aufgabe, der phylogenetischen Entwickelung des hinteren Bauches des Biventer nachzugehen. Läßt sich die obige Anschauung beweisen, so haben wir das Homologon dieses Muskels in den zwischen Keratobranchiale und Hyoid ausgespannten Muskelzügen zu suchen. Dieser Muskel tritt meiner Meinung nach nicht bloß bei einzelnen bestimmten Tierklassen auf, sondern ist allen, wenn auch unter einer kaum kenntlichen Form, gemeinsam.

Beschreibung der Tafeln.

Taf. I. Visceralskelett.

Fig. 1. Visceralskelett des Triton cristatus.
Fig. 2. „ Salamandra atra *a* von oben, *b* von unten.
Fig. 3. „ Rana esculenta.
Fig. 4. „ Bufo cinerea.
Fig. 5. „ Bombinator igneus.
Fig. 6. „ Emys europea *a* von unten, *b* Copula von oben.
Fig. 7. „ Lacerta viridis *a* von unten, *b* von der Seite.
Fig. 8. „ Pseudopus Pallasii.
Fig. 9. „ Anguis fragilis.
Fig. 10. „ Coluber natrix.
Fig. 11. „ Vipera ammodytes.

BBr Basibranchiale *H* Hyoidbogen. *KB* Keratobranchiale *Cop* Copula *E* Entoglosson *EBr* Epibranchiale *Prh a.-p.* Processus hyoideus ant.-post. *Oth* Os thyreoideum. * Rinne f. d. Trachea. Fig 6 *b*.

Taf. II—III Muskulatur des Visceralskelettes.

Taf. II, Fig. 1—8. M. mylohyoideus mit M. mylosternoideus und M. subcutaneus colli.

mh. mst, scc. von Triton ign. Salamandra mac. und atra, Rana exsul. Bombinator ign. Emys europ. Lacerta virid. Coluter laev. und natr.

Fig. 3 *pest* Zacke d. Mylosternoideus vom Os petros. mit der Schallblase (petrosternoideus).

Taf. II, Fig. 9 und Taf. III. Derivate der Längsmuskulatur der ventralen Körperseite bei denselben Tieren.

sth M. sternohyoideus.

pstoh, pubio-sterno-omo-hyoideus (Urodelen). *ph* pubio-hyoideus (Rana escul.) *sth'* tiefliegender Bauch d. Sternohyoideus (Rana). *estclh s.—p.* episterno-cleido-hyoideus subl.—prof (Saurier). Fig. 24 * Fortsetzung desselben zw. Keratobranchiale und Hyoidbogen (Saurier). *estcl*, episterno-clavicularis. *clh*, claviculohyoideus (fußlose Saurier). *gcst*, geniocostalis (Ophidier). Fig. 31 * Hautzacke desselben.

oh M. omohyoideus.

ohgl omo-hyo-glossus (Urodelen). *ooes* omo-oesophageus.-*hoes*. hyo-oesophageus (Chelonier).

gh M. geniohyoideus (medialis) *gh'* lateralis, vorderer Bauch d. Biventer max. inf.

pg pubio-genoideus, *og* omo-genoideus, *stg* sterno-genoideus (Urodelen), *Kh* Kerato-hyoideus (Urodelen), *gh''* Zacke zur Platte d. Hyoidbogens (Lacerta).

ph M. stylohyoideus (petrohyoideus) Anuren.

ph' Zacke zum Keratobranchiale IV.

hgl M. hyoglossus.

trgl triceps glottidis: *phgl* pubio-hyo-glossus, *sthgl* sterno-hyo-glossus, *ohgl* omo-hyoglossus (*pstohgl*, pubio-sterno-omo-hyo-glossus) (Anuren).

ggl M. genioglossus. *ggl'* lateraler Teil desselben bei Rana.

stclm M. sterno-cleido-mastoideus.

Taf. IV. Querschnitte durch die Region des Visceralskelettes.

Fig. 1. 2. Querschnitte von Triton igneus.
Fig. 3. 4. „ „ Rana esculenta.
Fig. 5—7. „ „ Emys europea.
Fig. 8. 9. „ „ Lacerta viridis.
Fig. 10. „ „ Coluber Aesculapii.

BBr Basibranchiale *H* Hyoid. *KBr* Keratobranchiale *Cop*. Copula *E* Entoglosson. *Tr*. Trachea. *ESt* Episternum.

mh M. mylohyoideus.

sth M. sternohyoideus.

pstohg pubio-sterno-omo-hyo-genoideus (Triton). *sth'* tiefliegender Bauch desselben (Rana). *estclh s. — p.* episterno-cleido-hyoideus sublimis — profundus (Lacerta) *gcst* geniocostalis (Coluber).

oh M. omohyoideus.

gh M. geniohyoideus medialis.

pstohg pubio-sterno-omò-hyo-genoideus (Triton).

gh' M. geniohyoideus lateralis (hinterer Bauch des Biventer max. inf.).

kh Kerato-hyoideus (Triton).

peh M. petrohyoideus (stylohyoideus) *peh'* hinterer Bauch desselben (Rana).

hgl M. hyoglossus.

trgl triceps glottidis (Triton).

ggl M. genioglossus.

Fig. 1 * Sehnenplatte unter der Drüsenschichte der Zunge des Triton, in welcher der Hyoglossus inserirt.

Fig. 10 * Binnenmuskulatur der Zunge von Coluber mit dem cylinderischen Hyoglossus.

Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden.

Von

Richard Semon.

Hierzu Tafel V.

Wenn Rathke (1 p. 48) seine Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Vögel mit der Bemerkung einleitet, daß, obschon uns durch den Fleiß ausgezeichneter Beobachter über den Vogelembryo so sinnreiche und so brauchbare Beobachtungen zu gute gekommen sind, wie über keins der übrigen Wirbeltiere, die Entwicklung der Geschlechtsorgane dieser Geschöpfe nicht nur einer sorgfältigen, sondern sogar fast aller Beobachtung und Beschreibung ermangele, so hat für die heutige Zeit diese Klage gewiß keine Giltigkeit mehr. Wir befinden uns im Besitz einer ganzen Reihe höchst „sinnreicher und brauchbarer“ Untersuchungen, die speziell der Entwicklung des Genitalsystems der Vögel gewidmet sind und die ganz dazu angethan wären, unsere Kenntnisse über diesen Punkt zu beziehungsweise abschließenden zu gestalten. Dennoch ist letzteres noch keineswegs der Fall; gerade die wichtigsten Fragen, diejenigen, die sich auf die Entstehung der Keimprodukte und ihre Beteiligung beim Aufbau der Geschlechtsorgane beziehen, sind teils noch ganz dunkel, teils widersprechen sich die Beobachter bei ihrer Beantwortung in den Hauptpunkten. Wie wir nachher sehen werden, haben auch die letzten Arbeiten in dieser Beziehung keine Klärung zu bringen vermocht.

Rathke (1) war der Erste, der die Anlagen der Geschlechtsorgane einer wirklichen Untersuchung unterzog. Obwohl seine Beobachtungen sich nur auf die gröbsten Verhältnisse beziehen, haben sie einen höchst bedeutsamen Fortschritt gebracht. Herrschte nämlich vor ihm das aus spekulativen Gründen aufgestellte, von Burdach und Oken vertretene Dogma, daß ursprünglich alle Embryonen weiblich seien, und daß die Hoden sich durch Weiterentwicklung der Eierstöcke bildeten, so wies Rathke an der Hand

der Beobachtung die anfängliche Indifferenz der Anlage nach. Erst später (nach ihm am 9. Tage) beginnt die geschlechtliche Differenzierung. Seine Behauptung, daß die keimbereitenden Organe nur Verwandlungen, beziehentlich höhere Ausbildungen der Urnieren wären, wurde durch J. Müller (2) bekämpft, der seinerseits zu weit ging, wenn er es für unmöglich hielt, die Bildungsstätte der Fortpflanzungsorgane auf eins der Keimblätter zurückzuführen, und annahm, „daß der Keimstoff zu diesen Organen zu einer gewissen Zeit von den Blutgefäßen abgesetzt werde, wo diese Ausscheidung in dem Entwicklungsprozesse der einzelnen Teile aus dem Keime des Ganzen notwendig wird, daß dieser bei jedem Organe eigentümliche und virtuell verschiedene Keimstoff sodann wieder in die den Organen eigentümliche Bildung aus sich selbst organisiert werde, ungefähr so, wie es bereits C. F. Wolff sich gedacht hat." Remak (4), dem großen Reformator der Entwicklungslehre, gelang es, im mittleren Keimblatt den Mutterboden der Urogenitalanlage nachzuweisen. Ihm, sowie insbesondere Valentin (3), der Säugetierembryonen untersuchte, verdanken wir dann den genaueren histologischen Nachweis dafür, daß die Genitalanlage anfangs geschlechtlich indifferent ist und den Typus einer tubulösen Drüse besitzt, der später im Hoden beibehalten wird, im Eierstock aber verloren geht.

Pflüger (5), der nur Eierstöcke von Säugetieren, und zwar in ausgebildetem Zustande, in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat, wurde durch den von ihm beobachteten Zusammenhang der Eischläuche mit dem Peritonealepithel darauf geführt, in der Peritonealhaut in letzter Linie den Mutterboden der Genitalanlage zu erblicken. His (6) dagegen leitete die Stränge der Eizellen von einem Kanale des Wolff'schen Körpers, das Hilusstroma aber von einem Malpighi'schen Glomerulus ab.

Er deutet seine Beobachtungen so, daß das Parenchym der Sexualdrüse wirklich aus Wolff'schen Kanälen entsteht, während die Hülle der früheren Umgrenzung eines Teiles des Wolff'schen Körpers entspricht und das Hilusstroma mit seinen Gefäßen aus einem Malpighi'schen Knäuel entsteht. In der ersten Anlage gestaltet sich das Verhältnis von Knäueln und Kanälen ähnlich wie in den Urnieren selbst. Jener treibt diese spangenartig vor sich her und kommt nun zunächst in Berührung mit der einen Wand, welche blasser wird und sich abplattet, während die abgekehrte Wand stärker sich entwickelt. Aus letzterer gehen durch Wucherung die Stränge der Eizellen hervor.

Borsenkow (7) betrachtete die Keimdrüse als eine lokale Wucherung des Peritonealepithels. Bemerkenswert ist, daß er die vergrößerten Zellen des Epithels gesehen hat, die später Ureier genannt worden sind. Er faßt sie aber nicht als solche auf, sondern einfach als vergrößerte Epithelzellen, aus denen später durch Teilung Stromazellen werden.

Bornhaupt (8) war der Erste, der die Entwicklung des Urogenitalsystems bei einem Wirbeltier zum Gegenstande einer größeren speziellen, mit neueren Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchung machte. Auch sein Objekt war das Hühnchen.

Er beobachtete am Ende des 5. Tages als erste Anlage der Geschlechtsdrüsen beiderseits medial vom Wolff'schen Körper einen Streifen, in dessen Bereich das Peritonealepithel verdickt ist, und dessen Elemente sich nicht überall mit Deutlichkeit von den Elementen des verdickten Peritonealepithels unterscheiden lassen. Dies findet besonders an denjenigen Stellen statt, wo Bornhaupt die sehr großen eigentümlichen Zellen, die er im Peritonealepithel beobachtete, auch in dem von jenem bedeckten Streifen liegen sah. Aus dem Gesagten geht hervor, daß schon Bornhaupt die Entstehung der Ureier im Epithel und ihre Einwanderung in das sogenannte Stroma gesehen, aber nicht in ihrer vollen Bedeutung erkannt hat. Am 5. und 6. Tage beobachtete Bornhaupt in jenem Streifen nach innen vom Peritonealüberzuge rundliche Konturen, welche Zellhaufen begrenzen, die sich von den Zellen der Umgebung nicht wesentlich unterscheiden und nur da, wo die das Peritonealepithel begrenzenden Konturen undeutlich sind, sich durch besondere Größe auszeichnen. Bornhaupt hält jene Konturen für den Ausdruck von Zellenbalken, die vorzugsweise der Länge des Streifens nach verlaufen. Später erhalten die Zellenbalken einen mehr gewundenen Verlauf, so daß auf Querschnitten sehr verschieden gestaltete, meist indessen immer noch rundliche Konturen als Begrenzung der Zellenbalken entstehen. Bornhaupt spricht die Vermutung aus, daß ein derartiges Bild His verleitet habe, in diesen Konturen den Ausdruck für einen Glomerulus zu sehen, eine Vermutung, die, wie mir scheint, wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Es gelang Bornhaupt nicht, die Abstammung der Zellenbalken von dem Peritonealepithel mit Sicherheit nachzuweisen, obgleich er offenbar sehr dieser Auffassung zuneigt; dafür bekämpft er mit Entschiedenheit ihre Ableitung von den Kanälchen des Wolff'schen Körpers, wie Rathke sie vermutet, His sie angenommen und später Waldeyer (9) aus-

führlich begründet hat. Wie wir nachher sehen werden, liegt die Wahrheit auch hier in der Mitte.

Was die geschlechtliche Differenzierung der bisher indifferenten Anlage zum Hoden anlangt, so leitet BORNHAUPT aus den eben besprochenen Zellenbalken direkt die Samenkanälchen ab, die erst kurz vor dem Auskriechen des Hühnchens ein Lumen bekommen. Weit früher, ungefähr nach dem 12. Tage, bildet sich unter dem Peritonealüberzuge eine besondere bindegewebige Hülle, die Tunica albuginea. Über die Anlage des Corpus Highmori hat BORNHAUPT keine Untersuchungen angestellt.

Ein Wendepunkt in der Geschichte unseres Gegenstandes trat ein mit dem Erscheinen von WALDEYER's berühmtem Werke: Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane (9). Sehen wir von dem ersten Teile ab, der die Ovarien sämtlicher Wirbeltierklassen einer sehr genauen vergleichenden Untersuchung unterwirft und viele anatomische Verhältnisse zum ersten Male erkennt und feststellt, so beschränkt sich WALDEYER im zweiten entwicklungsgeschichtlichen Teil nicht auf die Entwicklung des Ovariums allein, sondern er untersucht die Bildung der gemeinsamen Urogenitalanlage von ihrem frühsten Auftreten an und verfolgt die Differenzierung der Keimdrüsen über ihr indifferentes Stadium hinaus, nicht nur zum Ovarium, sondern auch zum Hoden. Sein Hauptobjekt für diese Untersuchungen ist das Hühnchen. Nur in geringerem Maße werden die Säugetiere berücksichtigt.

WALDEYER findet die erste Spur der Anlage der Sexualorgane zwischen Enddarm und Wolff'schem Körper an der medialen Fläche des letzteren als eine beträchtliche Verdickung des Epithels der Regio germinativa. Sie macht sich bemerkbar, ehe noch die Müller'schen Gänge angelegt sind. Gleichzeitig zeigt sich an der betreffenden Stelle unter dem verdickten Epithel eine Vermehrung des Zwischengewebes. WALDEYER glaubt nun schon in sehr frühen Stadien sexuelle Unterschiede erkennen zu können; er sagt nämlich: „Schon sehr bald macht sich bei verschiedenen Embryonen ein bemerkenswerter Unterschied geltend. Bei einigen ist die Epithelbekleidung sehr markiert und fällt ungemein deutlich aus; bei anderen wieder erscheint sie schwächer entwickelt. Greife ich auf ein späteres Stadium (7. bis 8. Tag) vor, wo die Sexualdrüsen schon als besondere cylindrische Körper sich darstellen, und an der Verkümmerung des rechten Ovariums das weibliche Geschlecht leicht zu erkennen ist, so stehe ich nicht an, jene

Embryonen mit stark entwickeltem Epithelwall als weibliche zu bezeichnen; auch ist die Epithelbekleidung um diese Zeit fast stets an dem verkümmernden Eierstocke weit schwächer als an dem linken, so daß man ein Mittel an der Hand hat, schon in früher Periode die Geschlechter voneinander sondern zu können, und vor allen Dingen aus dieser einfachen Thatsache das Epithel auch genetisch als den wichtigsten Bestandteil des Ovariums ansehen lernt."

Wird sich aus den später anzuführenden Beobachtungen und Betrachtungen ergeben, daß die letzt angeführte Behauptung WALDEYER's nicht nur für das Ovarium zweifellos richtig ist, sondern auch auf den Hoden auszudehnen ist, so wird es nötig sein, aus eben diesem Grunde noch einmal sorgfältig zu prüfen, ob die angeblich durch stärkere Epithelverdickung charakterisierte sexuelle Differenz wirklich ein hinreichend konstantes und scharf faßliches Merkmal ist, um daran, wie WALDEYER es will, schon auf so frühem Stadium die Geschlechter zu unterscheiden. WALDEYER schildert sodann das Auftreten vereinzelt liegender größerer, rundlicher Zellen mit glänzenden, großen Kernen im jungen Ovarialepithel. Die Zellen maßen (nach der Erhärtung) 15—18 μ, die Kerne 9 μ. Hie und da war auch ein Kernkörperchen wahrzunehmen. WALDEYER zweifelt nicht daran, hier die jüngsten Eier vor sich zu haben. Ganz dieselben, als „Primordialeier" gedeuteten Zellen findet WALDEYER auch in dem weniger stark verdickten Epithel der männlichen Anlage. Er sieht darin einen Hinweis dafür, daß auch das weibliche Prinzip in der Keimdrüse, wenn sie sich auch zum Hoden umformt, bei der ersten Entwicklung seine Vertretung findet. Was nun das weitere Schicksal jener Zellen und die Entstehung der Samenkanälchen anlangt, so äußert sich WALDEYER darüber folgendermaßen: „Eine Zeitlang vermutete ich allerdings, daß die Zellen des Keimepithels in das Innere des Hodenstromas einwandern und dort zum Epithel der Samenkanälchen werden möchten; ich habe diese Vermutung jedoch nicht bestätigen können. Es ist mir überhaupt nicht gelungen, den sicheren Nachweis der ersten Entstehung der Samenkanälchen zu führen, doch kann ich mit Bestimmtheit folgendes angeben. Bereits am 7. Tage der Bebrütung sieht man in der inzwischen beträchtlich gewachsenen Hodendrüse, die eine ziemlich regelmäßig elliptische Form (auf dem Querschnitt) angenommen hat und ein aus sehr dichtgedrängten Zellen bestehendes Stroma zeigt, einzelne kurze, kanalförmig oder strangförmig verlaufende Zellenkomplexe aus der übrigen Zellenmasse hervortreten." WAL-

DEYER nimmt nun an, daß diese Zellenkomplexe nicht selbständig entstehen, sondern von außen und zwar von gewissen engeren Kanälchen des Wolff'schen Körpers hineinwachsen. Während nämlich im größten Teile der Urniere, namentlich in der ganzen ventralen Partie, soweit sie den mittleren Teil des Hodens bauchwärts überragt, sehr weite Kanälchen mit großen dunkelkörnigen Epithelzellen vorherrschen, finden sich dagegen im dorsalen Abschnitte, soweit er der Nierenanlage aufliegt, besonders medianwärts zum Hoden hin, sehr viel engere Kanäle. Einige von ihnen zeigen noch gar kein Lumen und scheinen wie solide, kanalförmig verlaufende Zellenstränge, die ganz das Aussehen von den in der Hodendrüse selbst vorhandenen, eben beschriebenen Zellkomplexen haben. In späteren Stadien lassen sich nämlich nach WALDEYER zwischen jenen engeren Kanälen des Wolff'schen Körpers und den Samenkanälchen an Schnitten, die dem mittleren und hinteren Teile des Wolff'schen Körpers entnommen sind, direkte Verbindungen nachweisen. Auch beginnt um diese Zeit der fragliche Abschnitt des Wolff'schen Körpers als gesonderte Partie sich von den übrigen Kanälchen abzugrenzen.

Fassen wir alles zusammen, so läßt sich sagen, daß WALDEYER die Entstehung von Ureiern im Epithel der männlichen Keimdrüse zuerst beobachtet hat, nach einigem Schwanken aber zu der Ansicht gelangt ist, daß das Epithel an der Bildung der Samenkanälchen keinerlei Anteil habe. Er hält es vielmehr für das Wahrscheinlichste, daß die Samenkanälchen sich aus engen Kanälchen entwickeln, die vom dorsalen und medialen Teile des Wolff'schen Körpers her in den Hoden einwuchern.[1])

KAPFF (10) griff im folgenden Jahre die Angaben und Schlüsse WALDEYER's, besonders soweit sie sich auf den Eierstock beziehen, in scharfer und vielfach ungerechter Weise an. Für die hier behandelten Fragen ist besonders die Angabe erwähnenswert, nach der von der Wandung der Aorta und der Malpighischen Knäuel strangförmige Zellenfortsätze in die Geschlechtsdrüse hineinwachsen.

SEMPER's bekannte Arbeit „Das Urogenitalsystem der Plagio-

1) Neuerdings hat WALDEYER in den Verhandlungen der 1. Versammlung der anat. Ges. (Anat. Anzeiger Bd. II 1887 S. 360) ausgesprochen, daß er auch seinerseits jetzt geneigt sei, für die Samenkanalanlagen eine Abstammung wenigstens der samenbildenden Zellen vom Keimepithel aus anzunehmen und damit die Homologie zwischen Ei und Samen anzuerkennen.

stomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbeltiere" (12) bringt nicht nur die Entdeckung der Segmentalorgane in der Plagiostomenniere, sondern rückt auch die uns hier beschäftigenden Fragen in ein neues Licht.

Ehe noch die erste Anlage der von Semper so genannten Genitalfalte sich als schwache Vorwölbung kenntlich macht, beginnt im Epithel derjenigen Gegend, in der sich später die Genitalfalte erhebt, die Bildung der Ureier. Semper schildert ausführlich die histologischen Details bei der Umwandlung der Epithelzellen in Ureier, und bemerkenswerter Weise finden fast dieselben histologischen Vorgänge, die Semper in der Genitalanlage der Plagiostomen beobachtet hat, wie wir nachher sehen werden, auch im Keimepithel des Hühnchens statt.

Durch Teilung eines Ureis entstehen immer neue secundäre Ureier, so daß schließlich oft bis zu 8 und 10 großkernige, secundäre Ureierzellen innerhalb einer weit abstehenden Membran liegen. Letztere entspricht der ursprünglichen, primitiven Zellwandung. Die durch Teilung eines primären Ureis entstandenen Zellengruppen werden von Semper als Ureiernester bezeichnet.

Sobald die erste Spur einer geschlechtlichen Differenzierung in der bisher indifferenten Ureierfalte auftritt, wird sie von Semper Keimfalte genannt.

„Es ist indessen nicht immer leicht, die schon vorhandene geschlechtliche Differenzierung an der Keimfalte zu erkennen, da sie namentlich nur auf dem Gegensatz zwischen einer positiven und einer negativen Veränderung beruht. Es bewahrt nämlich die Keimfalte lange Zeit — verschieden lange bei verschiedenen Arten — den Charakter der Ureierfalte mit Ureiernestern, ehe sich in ihr weibliche Eier zu bilden beginnen, während sich die männliche Keimfalte gleich von Anfang an scharf dadurch kennzeichnet, daß in ihr Spuren des angelegten Hodennetzes und in das Stroma eingesenkte Ureier — die ich dann als Vorkeimnester bezeichne — mehr oder minder deutlich und zahlreich zu erkennen sind."

Was zunächst die Differenzierung zur weiblichen Keimdrüse anlangt, so läßt Semper den Eierstock einfach sich dadurch bilden, daß die Ureiernester sich in Eifollikel umwandeln, indem eine central gelegene Zelle in ihrem Wachstum den sie umgebenden und sich stark vermehrenden vorauseilt und zum Follikel wird, während die peripherischen das Follikelepithel liefern. Dabei findet durchaus keine Beteiligung eines Gewebes, das etwa von einem Teile der Urniere aus einwucherte, bei der Eierstockbildung statt.

Dagegen entsteht die männliche Keimdrüse der Plagiostomen

durch die Verwachsung zweier verschiedener Teile des indifferenten Embryos. Einerseits findet eine dem Vorgang beim Weibchen analoge Veränderung und Einwanderung der Zellen des Keimepithels in das Stroma der Hodenfalte statt, andrerseits bildet sich durch Verwachsung und Auswachsen der Segmentalgänge in der Basis und nachher bis in die Spitze der embryonalen Keimfalte hinein das Hodennetz aus, welches nur als fortleitendes Kanalsystem für die in den eigentlichen männlichen Keimdrüsen, den Ampullen, gebildeten Samenkörperchen dient, niemals aber selbst zum samenbereitenden Organ wird. Zunächst gehen aus den Ureiernestern durch stete Vermehrung und verschiedenartiges Wachstum eigentümliche Zellenschläuche hervor, denen SEMPER den Namen Vorkeimketten beilegt und von denen er die Hodenampullen herleitet. Beide Konstituenten, die aus den Vorkeimen gebildeten Primitivampullen und das aus Segmentalgängen hervorgehende basale Hodennetz, treten, ursprünglich gänzlich getrennt, aufeinander zuwachsend in eine sekundäre Verbindung, ohne indessen jene innige Durchwachsung und gegenseitige Durchdringung einzugehen, wie sie für den Hoden der Amnioten charakteristisch ist. Wenden wir zunächst unsere Aufmerksamkeit dem aus den Segmentalgängen stammenden, abführenden Abschnitte zu, so bilden sich nach SEMPER entsprechend dem vordersten Abschnitt der Genitalanlage einige (etwa 7) Segmentaltrichter zu blasenförmigen Gebilden um. Von diesen sind es wiederum 3—4, welche untereinander in der Längsrichtung verwachsen und dadurch den in der Basis der Hodenfalte verlaufenden Centralkanal des Hodens bilden. Bei gewissen Haien (Mustelus) ist es nur der vorderste, über die Hodenfalte hinausgreifende Abschnitt des Centralkanals, den man als durch Vereinigung der Segmentaltrichter entstanden ansehen könnte, dann nur an diesen setzen sich 2 oder 3 Segmentalgänge an. Der ganze übrige, viel längere Teil des Centralkanals entsteht aus den in das Stroma eingestülpten Keimepithelzellen. SEMPER zeigt jedoch, daß dieser Gegensatz nur ein scheinbarer ist. Vor der vollständigen Ausbildung des Centralkanals hat sich aber durch Verwachsung und Knospung die erste Anlage des Rete vasculosum Halleri gebildet. Es ist dies ein unregelmäßiges, von kleinen Zellen begrenztes Kanalnetz, welches zweifellos mit dem noch nicht ganz vollständigen Centralkanal des Hodens in Verbindung steht. Von diesem aus gehen in regelmäßigen Abständen die Segmentalgänge gegen die Niere hin.

Dieser Teil der Hodenanlage, das Rete vasculosum, ist, wie leicht ersichtlich, streng segmental angelegt.

Durch Verwachsung des Rete mit den aus den Vorkeimketten hervorgehenden Ampullen wird die segmentale Gliederung aber später undeutlich gemacht und verschwindet endlich gänzlich, so daß zuletzt der Hode ein einfaches ungegliedertes Organ darzustellen scheint.

Ein relativ einfacher Vorgang ist das Einwuchern der Ureiernester in das Stroma in Gestalt von Vorkeimketten und die Umbildung dieser letzteren zu Vorkeimschläuchen und Primitivampullen.

Die einzelnen Ureiernester werden vollständig durch das sie umwachsende Stroma von dem zurückbleibenden Keimepithel abgetrennt. Eine derartige Einwanderung der Ureiernester in das Stroma findet fortdauernd statt; sie ist noch bei fast ausgewachsenen Embryonen zu beobachten; ja bei den Plagiostomen bleiben am Hoden zeitlebens zwei Keimfalten bestehen, die fort und fort Ureier produzieren und die als Speicher zu betrachten sind, aus welchem der Ersatz für die bei der Brunst zu Grunde gegangenen und degenerierten Hodenampullen erfolgt. Der in älteren Stadien der Entwicklung vor sich gehende Einwanderungsprozeß ist nicht immer ein durchweg gleichartiger. In einer Reihe von Fällen bewahren die Ureier ihren Charakter bis zur Vereinigung mit den schon vorhandenen Vorkeimen, in dem anderen verlieren sie diesen und wandeln sich in ovalkernige kleinere Zellen um. Beide Vorgänge sind aber durch Übergänge verbunden.

Durch Vereinigung der isoliert oder in Gruppen einwandernden Ureiernester entstehen bei den meisten Plagiostomen unregelmäßige Zellenreihen oder -Netze, die Semper als Vorkeimketten bezeichnet.

Solche Vorkeimketten werden zusammengesetzt aus zweierlei Zellen, von denen die einen den in dem Keimepithel liegenden oder in Einwanderung begriffenen Ureiern, die anderen den schmalkernigen Zellen gleichen, welche oben als eine Modifikation der Ureiernester erwähnt wurden. Meistens liegen in diesen Ketten die ureierähnlichen Zellen hart aneinander, hie und da getrennt voneinander durch einen schmalen Kern. Ein Lumen ist in diesen Ketten nie zu finden.

Später bilden sich dann aus den soliden Vorkeimketten die Vorkeimschläuche, in welchen sich fast genau dieselben Elemente, nur in etwas anderer Anordnung, vorfinden wie in den Vorkeimketten. Diese Verschiedenheit der Anordnung beruht eben darauf, daß die Zellen nunmehr wirkliche Röhren bilden und sich nur

gegen das Ende des Netzes hin zu mehr oder minder kurzen Vorkeimketten zusammenschließen. Die Lumina der Schläuche sind außerordentlich verschieden in Größe, Form und Bau ihrer Wandung.

Die Aushöhlung der Ketten erfolgt dergestalt, daß die Zellen derselben in unregelmäßiger Weise unter beständiger Teilung auseinanderweichen; hier und da bleiben im Inneren einzelne Zellen oder selbst Zellengruppen liegen, welche zuerst mit den wandständigen Zellen in Verbindung stehen, schließlich aber wohl mehr oder minder vollständig resorbiert werden. Die Wandungen der so gebildeten Schläuche werden von kleinen, cylindrischen, ovalkernigen und großen, rundlichen, ureierähnlichen Zellen gebildet, die außen sich mit den immer neu herantretenden Vorkeimketten verbinden.

Aus den ureierähnlichen Zellen, die äußerlich den so gebildeten Hodenkanälchen anliegen, gehen nun die Primitivampullen hervor. Sie enthalten auf dem Querschnitt 3—5 große, helle Körnchenzellen (Ureier), zwischen ihnen einige schmale und an der Basis einen Haufen ganz platter Zellen. Dieser letztere schließt die centrale, durch Auseinanderweichen und Resorption einer oft noch im Centrum liegen bleibenden Zelle entstandene Höhlung der Ampulle ziemlich ab von dem cylindrischen Hohlraum des daranstoßenden Hodenkanals. Hier ist die Stelle, wo später in den ausgebildeten Ampullen die Ruptur der Wandung der letzteren erfolgt, um den Eintritt der Samenkörperchen in das Hodenkanälchen zu ermöglichen.

Ich bin auf die Semper'schen Darlegungen so ausführlich eingegangen, weil, wie sich nachher herausstellen wird, die Kenntnis der zweifelsohne einfacheren und weniger modifizierten Verhältnisse bei den Anamniern manche schwer verständlichen Vorkommnisse bei den Amnioten besser aufzuklären vermag, als noch so genaue direkte Untersuchung bei letzteren selbst es vermöchte.

Egli (13) veröffentlichte ein Jahr nach dem Erscheinen der Semper'schen Arbeiten seine Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen, augenscheinlich ohne Kenntnis der Semper'schen Untersuchungen und nur im Anschluß an die Waldeyer'schen Arbeiten. Er sieht das Keimepithel Waldeyer's für die Uranlage der Keimdrüse beider Geschlechter an. Indem dasselbe an der medialen Seite des Wolff'schen Körpers sich verdickt und wuchert und andererseits aus dem Zwischengewebe des letzteren vordringende Bindegewebszellen

dasselbe durchsetzen, kommt die embryonale Geschlechtsdrüsenanlage in Gestalt einer Leiste auf der medialen Fläche des Wolff'schen Körpers zustande. Dieselbe ist bis zu einem gewissen Stadium der Entwicklung indifferent. Eine mehr oder minder starke Verdickung des Keimepithels, als schon sehr frühes Zeichen der Geschlechtsdifferenz, wie WALDEYER es beobachtet zu haben glaubte, kam EGLI nicht zur Beobachtung. Die Geschlechtsdifferenz gelangt zuerst zur Wahrnehmung als eine engere Gruppierung der vom Keimepithel abstammenden Zellen.

Während nämlich im weiteren bei einer Anzahl von Embryonen die epithelialen Zellengruppen durch Wucherung, Verästelung und Sprossung sich zu dünnen, langen Zellsträngen entwickeln, erreichen sie bei den andern Embryonen diese Entwicklungsstufe nicht oder nur zum Teil, und während ferner bei jenen die oberflächliche Keimepithellage durch Bindegewebe von den zu Strängen sich entwickelnden Zellgruppen gesondert wird, wuchert dieselbe bei letzteren zu einer gleichartigen dicken Schicht, welche die Gesamtheit der unterliegenden, keiner weiteren Entwicklung fähigen Zellengruppen und der diese sondernden Bindegewebsstränge umhüllt. Dort haben wir es mit Hoden-, hier mit Eierstockanlage zu thun.

Die indifferente primäre Anlage differenziert sich bei allen Individuen zunächst zur ersten Entwicklungsstufe der Hodenanlage. In einem gewissen Zeitpunkte ist jedes Individuum männlichen Geschlechts, das Kaninchen am 15. Tag des Embryonallebens. Bei einer Reihe von Individuen schreitet der eingeleitete Vorgang weiter zu den höheren Entwicklungsstufen des Hodens; bei der andern Reihe bleibt der Vorgang auf jener ersten Stufe stehen, und es erscheint eine weitere, zweite Differenzierung, diejenige zum Eierstock. Hode wie Eierstock bilden sich nach EGLI demnach lediglich aus Sprossen des Keimepithels; eine Einwanderung von Epithelsprossen von seiten der Urniere konnte er zu keiner Zeit wahrnehmen.

Im Anschluß an die SEMPER'schen Entdeckungen veröffentlichte BRAUN (14) zwei Jahre später Untersuchungen über das Urogenitalsystem der Reptilien. War SEMPER in seiner Arbeit nur allzu geneigt gewesen, Feststellungen, die er bei den Plagiostomen gemacht hatte, mit oder ohne Bedenken auf die Amnioten zu übertragen und die mangelhafte Übereinstimmung der Beobachtungen in vielen Fällen auf Fehler der früheren Beobachter zurückzuführen, so wurde durch die BRAUN'sche Arbeit einer derartigen Ver-

gleichung erst der feste Boden bereitet, und unsere Vorstellungen von der Übereinstimmung der Organsysteme weit entfernter Tierklassen auf das richtige Maß zurückgeführt.

Die ersten Spuren der indifferenten Anlage der Geschlechtsorgane erblickt BRAUN in dem Auftreten von ureierähnlichen Zellen in dem meist etwas verdickten Peritonealepithel. Übergänge von Peritonealzellen zu jenen Ureiern sind leicht zu finden. Später hebt sich die Stelle, die Ureier führt, faltenartig hervor; sie wird nunmehr als Ureierfalte bezeichnet. Sie reicht vom hinteren Ende der Leber bis an das hintere Ende der Leibeshöhle. Mit der Bildung der Ureierfalte kommt ein Teil der Ureier in das bindegewebige Stroma derselben zu liegen, ist also dorthin eingewandert, ohne aber von den Peritonealzellen, wie es scheint, einige mitzunehmen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung sieht man dann eigentümliche, blattartige Zellenbalken mehr oder minder breit von der Basis der Geschlechtsfalte her in das Stroma eindringen, die sich durch ihre Größenverhältnisse sowohl als auch durch ihr Verhalten gegen Tinktionsmittel verschieden verhalten gegen die Stromazellen einerseits und die Peritonealzellen anderseits. Man erkennt an einem Querschnitt etwa aus der Mitte des Körpers aufs deutlichste den Zusammenhang der die Zellenbalken konstituierenden Elemente mit den Zellen der äußeren Wand der Malpighischen Körperchen. Es kann kein Zweifel sein, daß die Zellenbalken Sprossen eines Teiles der äußeren Wand der Malpighi'schen Körperchen sind. Da diese Stränge von Gebilden abstammen, die BRAUN mit der Bezeichnung Segmentalblasen belegt hat, so nennt er erstere Segmentalstränge, obwohl sie der Zahl nach nicht den Körpersegmenten, wohl aber den aus den Segmentalbläschen hervorgegangenen Malpighi'schen Körperchen entsprechen. Von jedem Körperchen im Bereich der Geschlechtsfalte läuft ein Fortsatz zu einem Hauptzellenstrang, der selbst in 2—5 Einzelstränge zerfällt. Letztere vereinigen sich bald, bald fahren sie wieder auseinander, so daß ein eigentümliches, unregelmäßiges Netzwerk entsteht. Wo die Segmentalstränge das Keimepithel erreichen, da beginnt die scharfe Grenze, die früher das Epithel vom Stroma abschied, zu schwinden; von den wuchernden Strängen wird das Stroma fast an der ganzen ventralen Fläche der Geschlechtsdrüse verdrängt. Es beginnt darauf ein Durchwachsungsprozeß, den man aber nach den späteren Stadien besser als eine Einwanderung von Elementen des Keim-

epithels in die Segmentalstränge bezeichnet. Dies kann stattfinden, indem die Ureier entweder direkt in die Segmentalstränge einwandern; es geschieht an Stellen, wo beide Gewebe einander unmittelbar berühren. Oder aber die Eier wandern durch das Stroma in die Segmentalstränge da, wo letztere vom Ureierpolster noch durch Stroma geschieden sind. Das ist natürlich ein ganz sekundärer Differenzpunkt.

Hiermit hat das indifferente Stadium der Geschlechtsdrüse sein Ende erreicht. Die eben gegebene Darstellung der Entwicklung der indifferenten Keimdrüse hat die Einschränkung zu erfahren, daß sie nur für die Eidechsen gilt. Bei den Schlangen wuchern in denjenigen Keimdrüsen, die sich zu Ovarien entwickeln, die Segmentalstränge nicht in die Drüse hinein, und es tritt also auch keine Verbindung derselben mit dem Ureierlager ein. Es verhalten sich die Schlangen also ähnlich, wie es Semper für die Plagiostomen festgestellt hat.

Die geschlechtliche Differenzierung macht sich nun bei den Eidechsen zunächst dadurch bemerklich, daß im Hoden die anfänglich soliden Segmentalstränge sich sekundär in hohle Kanäle umwandeln. Bei den Schlangen stellen sie gleich von Anfang an Kanäle dar. Die soliden Stränge grenzen sich zunächst im Hoden als wirklich gewundene Cylinder ab, indem das spärliche Bindegewebe in die Substanz hineinwuchert. In diesen Cylindern treten hierauf Höhlungen auf, welche den Eindruck machen, als ob sie durch Auseinanderweichen der die Cylinder zusammensetzenden Zellen entstanden seien; man sieht das Protoplasma in Zacken, welche mitunter eine Brücke zwischen den Wandungen bilden, in das Innere hineinragen. Dabei beginnen sich die Kerne radiär zu stellen, und es treten auch feine Linien zwischen je zweien als Zellbegrenzungen auf. Endlich ist die ganze Drüse von kleinen Schläuchen erfüllt, zwischen deren ursprünglichen Zellen noch sehr gut die Ureier als große Zellen mit großem, gekörntem Kern zu erkennen sind. Mit dem zunehmenden Wachstum der Drüse nimmt successive das Ureierlager des Hodens ab, so daß schließlich nichts als ein einfacher, seröser Überzug übrig bleibt.

Fragt man, was aus den Ureiern geworden ist, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sie in die Hodenkanälchen aufgenommen worden sind und sich dort als die oben erwähnten großen Zellen mit großem, gekörntem Kern wiedererkennen lassen. Aus diesen großen, runden Hodenzellen oder aus Teilungsprodukten derselben entwickeln sich dann zur Zeit der Geschlechtsreife die

Spermatozoen, von denen immer mehrere in einer Zelle entstehen.

Die Verbindung, welche ursprünglich zwischen Hoden und Segmentalorganen bestand, verschwindet dadurch, daß noch im Verlauf des ersten Lebensjahres die Segmentalstränge, welche von den Malpighi'schen Körperchen zum Zellstrang oder Zellkörper im Hoden und später zu den Hodenkanälchen führten, resorbiert werden — vielleicht mit Ausnahme der vordersten zwei oder drei, welche sich zu den wenigen Ausführgängen des Reptilienhodens umwandeln, die, wie bekannt, vorn am Hoden austreten und in den Nebenhoden münden.

Kurz sei erwähnt, daß nach Braun im Eierstock der Eidechsen die eingewucherten Segmentalstränge im weiteren Verlauf der Entwicklung degenerieren, nachdem sich ihre Verbindung mit dem Ureierlager gelöst hat. Im Eierstock der Schlangen erreichen sie, wie oben ausgeführt, das Ureierlager gar nicht, sondern bleiben an der Basis der Geschlechtsfalte liegen. Bei beiden Ordnungen findet die Follikelbildung vom Ureierlager aus statt. Sie erfolgt durch Einstülpung eines Ureis, das von Peritonealzellen umgeben ist, und durch spätere Abschnürung dieses Teiles. Sie geht mit gewissen Pausen das ganze Leben hindurch vor sich.

Die allgemeine Richtigkeit der von Semper und Braun gemachten Angaben wurde von Balfour (16) in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie bestätigt. Nur in einigen unwesentlichen Punkten stellt er sich in Gegensatz zu ihnen. In Übereinstimmung mit Braun weist er darauf hin, daß ein einzelnes Spermatozoon nicht einem Ei gleichwertig sei, sondern vielmehr, daß sämtliche der von einer Spermaspore abstammenden Spermatozoen zusammengenommen das Äquivalent eines einzigen Eies darstellen.

Auch bei Säugetieren hat Balfour (15) das Einwachsen von Zellsträngen, die mit der Wand der Malpighi'schen Kapseln in Verbindung stehen, in die Keimdrüse beobachtet. Er glaubt in diesen Strängen die Segmentalstränge Braun's wiederzuerkennen und nimmt an, daß sie im Hoden zusammen mit den Ureiern das Epithel der Samenkanälchen liefern. Auch in das Ovarium wuchern diese Zellstränge hinein, sind aber nach Balfour bei der Follikelbildung unbeteiligt, da sie vom Keimepithel durch eine dünne Lage Bindegewebe abgetrennt werden.

Kölliker (17) sah dieselben Stränge in den Keimdrüsen von Hunden und von 15 und 22 mm langen menschlichen Embryonen. Er nennt sie Markstränge. Während er, was die Bildung der

Samenkanälchen anlangt, mit den letzt citierten Anschauungen übereinstimmt, schreibt er für das Ovarium jenen Strängen im Gegensatz zu allen seinen Vorgängern, welche dieselben beobachtet haben, eine Beteiligung bei der Bildung des Follikelepithels zu.

Rouget (18) bestätigt diese Angaben Kölliker's und läßt die Eier aus Zellsträngen hervorgehen, die aus dem Keimepithel stammen, die Follikelepithelien aus den sogenannten Marksträngen. Beiderlei Zellzapfen stoßen schließlich aufeinander, und die Ureier werden von den Zellen der Markstränge umschlossen.

Dagegen neigt Mac Leod (19) wieder mehr der Braun'schen Anschauungsweise zu, nach der die Stränge allein für den Hoden bei der Bildung der Hodenkanälchen von Bedeutung sind, im Ovarium aber nur rudimentär zur Entwicklung kommen und somit auf einen ursprünglich hermaphroditischen Zustand der Keimdrüse hinweisen.

Nussbaum (20) schließt sich für die Hodenentwicklung in den Hauptpunkten an Semper und Braun an. Was die Amphibien anlangt, so ist er mit Bezug auf die Entstehung der Verbindung des ableitenden Systems mit den Hodenkanälchen zu keinem definitiven Resultate gekommen. Er konnte nicht entscheiden, ob die Verbindungsstücke von den Malpighi'schen Körperchen zum Hoden oder etwa in umgekehrter Richtung gewuchert seien. Auf die Nussbaum'sche Angabe, daß die Hodenzwischensubstanz sich aus nicht weiter zur Entwicklung gelangten Ureiern bilde und den abortiven Eischläuchen im Ovarium gleichzusetzen sei, soll hier nicht näher eingegangen werden.

Nach Balbiani (21) gehen aus den Epithelzapfen, die von der Urniere in die Keimdrüse einwuchern, nur die geraden Hodenkanälchen hervor, während die gewundenen Kanälchen sich selbständig aus dem Stroma herausdifferenzieren sollen. Balbiani schließt dies aus dem Umstand, daß beide Arten von Samenkanälchen sich mit Methylgrün verschieden tingieren. (Ich habe diese Reaktion am Hoden des Hühnchens wiederholt, jedoch ohne Erfolg.)

Van Beneden (22) hat die Ovarien verschiedener Fledermausarten untersucht; er fand, daß die „Markstränge" Kölliker's auch dort auftreten, bei Vespertilio murinus sogar während des ganzen Lebens und bis dicht unter die Oberfläche des Ovariums hin persistieren. Nie aber haben sie irgend welche Beziehungen zur Follikelbildung.

Die nun folgenden Beobachter sind mit Ausnahme von Harz

(26) und WELDON (27) sämtlich der Ansicht, daß die Segmental- oder Markstränge sich durch selbständige Herausdifferenzierung im Stroma der Keimdrüsen selbst bilden.

SCHULIN (23) hat vergebens nach einem Zusammenhange der Protoplasmamasse, aus welcher sich die Epithelien der späteren Geschlechtsdrüsen entwickeln, mit Wolff'schen Kanälchen gesucht. Keine Thatsache kam zur Beobachtung, welche auf ein von hier aus geschehenes Einwachsen hindeutete. Er wendet gegen BALFOUR ein, daß das, was letzterer für eine von den Malpighi'schen Körperchen ausgehende Wucherung ansieht und abbildet, viel zu wenig scharf von der Umgebung abgesetzt sei. „Ein von einem Wolff'schen Kanälchen aus in das Ovarium hineinwuchernder Epithelzapfen müßte gegen seine Umgebung ebenso scharf abgesetzt sein wie etwa eine in die Tiefe der Cutis hineinwachsende Schweißdrüsenanlage.“ Er sieht auch keinen Grund ein, warum die von BALFOUR geschilderten, dicht der Urniere anliegenden Zellenbalken nicht an Ort und Stelle durch einen Differenzierungsprozeß entstanden sein sollen.

SCHMIEGELOW (24) hat die Hodenentwicklung beim Hühnchen einer speziellen Untersuchung unterworfen. Er kommt besonders für die ersten Stadien zu Resultaten, die weit von den Anschauungen seiner Vorgänger abweichen.

Er bestreitet, daß die Grenze zwischen Keimepithel und Stroma thatsächlich jemals verwischt sei, und erklärt die Erscheinung, daß manche Präparate diese Täuschung hervorrufen, aus dem Umstand, daß immer einige Stellen der höckerigen und unebenen Oberfläche der Keimdrüse schief statt genau perpendikulär getroffen werden. Indem er eine scharfe Trennung zwischen Epithel und Stroma behauptet, andrerseits aber das Vorkommen von Ureiern in beiden Gewebsarten zugeben muß, sieht er sich genötigt, die Ureier des Stromas als nicht aus dem Epithel eingewuchert, sondern als im Stroma selbst entstanden anzusehen.

Erst am 6.—7. Brüttage nimmt er geschlängelte, unregelmäßig verlaufende Zellstränge im Stroma wahr. Diese ersten Anlagen der Samenkanälchen sind anfangs solide; sie sind nicht verzweigt, und Anastomosen zwischen zwei oder mehreren Strängen sind auf dieser Entwicklungsstufe nicht zu entdecken. SCHMIEGELOW sieht die Stränge gleichzeitig in der ganzen Drüse auftreten, nicht etwa zuerst am dorsalen und lateralen, gegen die Urniere gekehrten Teil des Hodens. Er hat niemals eine bestimmte,

deutliche Abgrenzung zwischen Samenkanälchen auf der einen Seite und Malpighi'schen Körpern der Urniere auf der anderen Seite vermißt hat. Er bekämpft die Anschauung, daß die Kanälchen von den glandulären Elementen der Urniere stammen, und stimmt dem Ausspruch SERNOFF's (11) bei: „Das Epithel der Samenröhrchen entsteht in loco aus Embryonalzellen, die das Stroma der embryonalen Geschlechtsdrüsen bilden."

SCHMIEGELOW hat nichts gefunden, was dafür sprechen könnte, daß die größeren Zellen, die durch das ganze Testisstroma zerstreut liegen (Ureier), eine besondere Bedeutung für die Bildung der Samenröhrchen hätten. Am 11. Brüttage zeigen sich die Kanälchen verästelt, am 17. Tage tritt ein Lumen in ihnen auf. Die ersten Spuren der Albuginea zeigen sich am 11. Brüttage; am 17. Tage ist dieselbe sammt ihrem Venensystem stark entwickelt.

Die Vasa efferentia testis werden vom Ende des 18. Bruttages bis zum Auskriechen gebildet. Sie entstehen als dünne, mit niedrigem kubischen Epithel ausgekleidete Kanälchen aus der Wandung der Corpora Malpighi und besitzen auf diesem Zeitpunkt noch keine Verbindung mit den Samenkanälchen. Diese Kommunikation tritt erst 8 Tage nach dem Auskriechen ein. Die Glomeruli der Kapseln, aus welchen die Vasa efferentia hervorgehen, verschwinden allmählich, das Kapselepithel wird höher und das Körperchen verliert successive seine Bedeutung als secernirender Teil der Urniere und bildet sich zu einem einfach leitenden, mit einem überall gleich hohen Epithel ausgekleideten Abschnitt der Epididymis um. SCHMIEGELOW faßt diesen Vorgang als ein Streben der Urnierenkanälchen auf, ihre ursprüngliche fötale Gestalt wiederzugewinnen. Indes wird nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl der Urnierenkanälchen dieser Umbildung unterworfen, und der größte Teil derselben atrophiert.

HARZ (26) hat die Frage nach dem Auftreten und der Herkunft der sogenannten Segmental- oder Markstränge im Ovarium der Säuger einer umfassenden Prüfung unterworfen und seine Untersuchungen auf Repräsentanten der verschiedensten Säugetierordnungen ausgedehnt. Er kommt zu dem Resultat, daß sich im Ovarium verschiedener Säuger in verschiedenem Grade und wechselnder Menge Gebilde epithelialer Natur, teils als massive Stränge, teils als Kanäle, teils als Zellgruppen vorfinden, die von den Gebilden des Keimepithels verschieden sind. Diese Bildungen

können nur aus zwei Quellen hergeleitet werden, einmal aus dem Keimepithel und zweitens aus dem Segmentalsystem (Urnierenkanälchen etc.). Nach seinen Befunden kann es nun keinem Zweifel unterliegen, daß Kanäle und Epithelstränge vom Mesovarium aus relativ spät in das Stroma des Eierstocks hineinwachsen. Ja bei manchen Tieren (Mensch, Schwein) unterbleibt dieses Hineinwachsen ganz; es persistieren die Reste dieser Bildung im Mesovarium oder in der Gegend des Hilus des Ovariums (Schaf), dadurch wird die Herkunft der in Rede stehenden Elemente vom Keimepithel ausgeschlossen, und es bleibt nichts anderes übrig, als dieselben vom Segmentalsystem herzuleiten.

Harz weist darauf hin, daß diese Herleitung eine gewichtige Stütze durch die Beobachtungen Braun's erfährt, der das Hervorgehen solcher in die Anlage des Genitalorgans hineinwachsender Epithelstränge und Kanäle von der Wand der Malpighi'schen Körperchen der Urniere direkt beobachtete. Aber diese vom Segmentalsystem herzuleitenden Bildungen zeigen sich keineswegs bei allen Säugetieren in rudimentärer Form und Ausdehnung. Im Gegenteil giebt es Arten, bei denen dieselben zu mächtiger Entwicklung gelangen, das bindegewebige Stroma fast vollständig verdrängen und der Masse nach wenigstens zeitweise den Hauptteil des Eierstocks bilden (Meerschwein, Hase, Cebus capucinus, Pferd). Zwischen diesen beiden Extremen, d. h. der Gruppe von Tieren, bei denen die Segmentalzellen den Eierstock gar nicht erreichen, und der zweiten Gruppe, bei welchen sie einen überwiegenden Bestandteil des Eierstocks bilden, nehmen andere (Katze, Rind, Hapale) eine Mittelstellung ein. Indessen läßt sich auch bei der zweiten Gruppe, wo sich später massenhaft entwickelte solide Epithelstränge durch den ganzen Eierstock hindurch angeordnet finden, darthun, daß dieselben vom Hilus her hineinwachsen (Meerschwein). Am sichersten ist dies bei der Katze zu beobachten.

Harz wendet sich dann mit Entschiedenheit gegen die Kölliker'sche Auffassung, die jenen Strängen einen Anteil bei der Bildung der Follikel zuschreibt. Bei manchen Säugern (Mensch, Schwein) fehlen die Segmentalstränge im Ovarialinnern vollständig, bei anderen (Schaf) erreichen sie nicht das Eilager, bei einer dritten Reihe erreichen sie es erst, wenn dort Follikel bereits gebildet sind. Für die Bildung der Membrana granulosa ist Harz der Ansicht, daß dieselbe nicht in dem Sinne vom Keimepithel

abstammt, daß gleichzeitig mit den Ureiern kleinere Zellen dieses Epithels einwanderten, sondern er neigt der Ansicht zu, daß die Zellen der Membrana granulosa innerhalb des Stromas von den Ureiern gebildet werden.

Weldon (27) war der Erste, der die Segmentalstränge als die Matrix des nicht nervösen Teils der Nebenniere erkannte. Während Janosik (25) diesen Teil der Anlage vom Peritonealepithel herleitet, glaubt Weldon bei Selachiern und Reptilien ihren Ursprung vom Epithel der Malpighi'schen Kapseln mit Sicherheit beobachtet zu haben; weniger klar ist ihre Herkunft beim Hühnchen zu erkennen. Das Epithel der Malpighi'schen Kapsel ist nach ihm überall, ausgenommen an der Innenseite, von einem einfachen Zellenlager gebildet; an der Innenseite geht es ohne bestimmte Grenze in das Gewebe der Nebenniere über, die noch aus einer kompakten Masse polygonaler Zellen gebildet ist, ohne daß ein Unterschied zu bemerken wäre, was Nebenniere oder Samenkanälchen werden wird.

Ich komme schließlich zu der letzten und umfangreichsten Arbeit, die über die uns hier beschäftigenden Fragen veröffentlicht worden ist. Es sind die Untersuchungen von Mihalkovics (28) über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Mihalkovics hat die Entwicklung des Urogenitalsystems bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren nach allen Richtungen untersucht und auch die Litteratur in ausgedehntem Maße berücksichtigt, die besonders in den neueren Arbeiten oft sehr unvollkommen beachtet worden ist. Auffallenderweise hat er sich aber dabei streng auf die Amnioten beschränkt, obwohl doch, wie wir sahen, der Anstoß zu den nach Waldeyer's Arbeiten wichtigsten Fortschritten gerade von den Semper'schen Entdeckungen an Plagiostomen ausging. Ich will hier nur kurz den Inhalt dieser sorgfältigen und bedeutungsvollen Arbeit referieren. Da ich mich selbst in vielen Punkten im Gegensatz zu Mihalkovics befinde, werde ich unten noch häufig Gelegenheit haben auf Einzelheiten zurückzukommen.

Was das indifferente Stadium anlangt, so beschreibt Mihalkovics die Entstehung der Ureier im Keimepithel und ihre Einwanderung in das bindegewebige Stroma der Drüse wie seine Vorgänger. Er folgert aber aus der Abnahme der großen Geschlechtszellen in der Geschlechtsleiste, daß diese nicht die Anlagen der Eier sind, denn in diesem Falle müßten sie ja bleiben und

sich in der eingeschlagenen Richtung weiter entwickeln. Seiner Meinung nach sind sie bestimmt, „aus dem archiblastischen Material des Mesoderm herausdifferenzierte Epithelgebilde unter die parablastischen Elemente der Geschlechtsdrüse hineingelangen zu lassen, wo sie durch Teilung zur Bildung der Gesamtmasse des Keimdrüsenblastem beitragen.“ Was das Auftreten der Segmentalstränge anlangt, die MIHALKOVICS „Sexualstränge“ nennt, so leitet er sie weder von der Urniere ab, noch auch läßt er sie durch direktes Einwuchern aus dem Keimepithel in Form von Strängen entstehen, sondern auf indirektem Wege durch Infiltration des Stroma durch die Nachkommen der Keimepithelien, dann durch eine Herausdifferenzierung derselben aus dem Stroma in Form von Strängen. MIHALKOVICS nimmt hier einen gewissen Unterschied für die Entstehung der Nebenniere und der Sexualstränge an. Die Zellenstränge der Nebenniere sollen aus einer direkten Wucherung des Cölomepithels herstammen, die Sexualstränge aber, wie erwähnt, indirekt durch ein Einwandern der großen Geschlechtszellen, dann durch eine Herausdifferenzierung seitens deren Nachkommen entstehen. Dem Wesen nach ist aber der Unterschied nicht bedeutend, da die Quelle für beide dieselbe ist. Am oberen Drittel der Geschlechtsdrüse liegt eine gemischte Zone, wo die Sexualstränge mit den Nebennieren zusammenhängen; dieser Zusammenhang wird am Hilus der Geschlechtsdrüse bald durch zwischenwachsende Gefäße und Bindegewebe getrennt, und es werden aus dem ventralen, in der Geschlechtsdrüse gelegenen Teil der Zellenhaufen Sexualstränge, aus ihrem dorsalen, jenseits der Geschlechtsdrüse sich erstreckenden Teil Nebennierenstränge. MIHALKOVICS sucht ausführlich die Unmöglichkeit der Ableitung jener Stränge von den Malpighi'schen Kapseln darzuthun. Er führt für seine Auffassung an, daß, wenn auch Segmentalstränge und Malpighi'sche Kapseln dicht bei einander liegen, stets eine Grenze zwischen ihnen sichtbar sei, daß kein Übergang der großen Zellen der Stränge zu jenen der Kapseln vorhanden sei, daß die Stränge nicht zuerst am Hilus der Keimdrüse, sondern gleichzeitig in ihrer ganzen Länge auf einmal auftreten, endlich, daß bei den höheren Amnioten (von den Vögeln an aufwärts) unzweifelhaft festgestellt sei, daß die Nebennierenstränge nicht von Kapselepithelien, sondern vom Cölomepithel stammen. Ich muß jedoch schon hier hervorheben, daß die Beweise von MIHALKOVICS für die Abstammung der Stränge bei höheren Amnioten dieselben sind wie diejenigen, die er für die Reptilien anführt; deshalb

erscheint der letzterwähnte Grund wenigstens nicht besonders schwer ins Gewicht fallend.

Was nun die geschlechtliche Differenzierung anlangt, so wird nach MIHALKOVICS die Keimdrüse zum Ovarium, wenn in der indifferent gebauten Drüse, die in jedem Embryo aus einem Oberflächenepithel und in das Bindegewebe eingebetteten epithelialen Zellensträngen besteht, die Zellen des Keimepithels sich stark vergrößern (zu Primordialeiern werden) und durch das Rindenstroma hindurchdringend die Sexualstränge derart beeinflussen, daß letztere ihre morphologische Selbständigkeit aufgeben und in den Dienst der Primordialeier treten. Wenn aber die eingewanderten größeren Keimepithelzellen weder so zahlreich noch so groß sind, daß die Sexualstränge, in welche sie einwandern, deswegen Stränge zu bleiben aufhören, so wird die Keimdrüse zum Hoden und das Geschlecht männlich.

Für die weibliche Keimdrüse will ich hier nur kurz erwähnen, daß MIHALKOVICS das Follikelepithel von den Sexualsträngen herleitet. Es haben, da letztere ja auch indirekt aus dem Keimepithel stammen sollen, die Follikelepithelien dieselbe Herkunft wie die Primordialeier, nur gelangen sie nicht zu gleicher Zeit in das Stroma, sondern zuerst die Anlagen der Follikelepithelien, d. h. die Elemente der Sexualstränge, dann nach einer Pause die Primordialeier. Zellenstränge, die sich im Markstroma des Eierstocks finden, sind homolog den Hodenkanälchen. Es sind Reste der Urniere, und wie im Hoden treten sie auch im Ovarium (beim Menschen) erst sekundär in Verbindung mit den indirekt aus dem Keimepithel stammenden Sexualsträngen.

Ganz ähnliche Vorgänge wie im Ovarium sollen sich im Hoden abspielen. Die Sexualstränge liefern in beiden Geschlechtern die epithelialen Wände der Drüsenformation (Follikel, Samenkanälchen), und mit der Einwanderung dieser Gebilde beginnt das Keimepithel seine aktive Rolle; nach einer Pause beginnt das Keimepithel wieder zu wuchern und Elemente in das Stroma hineinzusenden, woraus im weiblichen Geschlecht die Primordialeier, im männlichen die großen, runden Hodenzellen werden.

Die Sexualstränge transformieren sich an ihren Enden zu Samenkanälchen, indem sich ihre Zellen teilen, und die Stränge von seiten der angrenzenden Zellen des Stroma eine Membran erhalten; inzwischen wandern die großen Geschlechtszellen (Primordialeier) in die Samenkanälchen ein. Die interstitiellen Hodenzellen, die nach Gestalt und anderen Verhältnissen den Zellen der

Nebennierenrinde ähnlich sehen, hält MIHALKOVICS für Nachkommen derjenigen Sexualstränge, deren Elemente nicht vollkommen zur Bildung von Samenkanälchen aufgebraucht worden sind, und sieht somit in ihnen epitheliale und nicht bindegewebige Gebilde.

Die Vasa efferentia und das Hodennetz entsteht derart, daß von den Malpighi'schen Kapseln am proximalen Ende der Urniere Epithelstränge in den Hilus des Hodens hineinwachsen. Diese Fortsätze sind so schmal, daß sie anfangs beinah solide erscheinen. Sie kommunizieren mit den Urnierenkanälchen zunächst vermittelst der Malpighi'schen Kapseln; nach der Verschrumpfung der letzteren gehen sie direkt ineinander über.

Die Verbindungsstelle dieser Kanäle mit den gewundenen Samenkanälchen findet im Embryo an jenem Teile statt, wo letztere abgerundet das Bindegewebe des Highmor'schen Körpers berühren.

Eigene Untersuchungen am Hühnchen.

Die historische Übersicht hat gezeigt, daß in den meisten Punkten unter den zahlreichen Autoren noch die größte Uneinigkeit herrscht. Nur über die Entstehung der Ureier aus dem Keimepithel ist man einig, obwohl sogar auch dieser Punkt schon einmal Anfechtung erfahren hat. Auch die Einwanderung der Ureier in das sogenannte Stroma ist in gleicher Weise von fast allen Untersuchern beobachtet worden, und die Behauptung SCHMIEGELOW's, daß die großen Zellen (Ureier) des Stromas von denjenigen des Keimepithels genetisch verschieden seien, können wir als unbewiesen und dabei höchst unwahrscheinlich auf sich beruhen lassen. Doch herrscht schon in der Deutung dieser Zellen bei den Autoren Zwiespalt. Die Mehrzahl faßt sie als Ureier, das heißt als die Mutterzellen der Keimzellen (Eier und Spermatozoen) auf. MIHALKOVICS macht hier aber Unterschiede. Erst die zweite Entstehungsperiode der sogenannten Ureier liefert wirkliche Keimprodukte. Die Zellen der ersten Periode führen dem Stroma das Material zu, aus dem Follikelepithel oder Samenkanälchen (eventuell interstitielle Hodenzelle) wird.

Dies führt zu dem strittigsten Teil der ganzen Frage, zu der Herkunft der sogenannten Segmentalstränge (Markstränge, Sexual-

stränge). Nach den einen sollen diese Stränge von einem Teil der Urniere aus in die Keimdrüse einwuchern; die anderen leiten sie aus dem Keimepithel ab, wieder andere aus dem Stroma. MIHALKOVICS läßt sie sich aus epithelialen Elementen herausdifferenzieren, die sich durch Einwanderung aus dem Keimepithel dem Stroma beigemischt haben. Er stellt also eine Vermittlung zwischen der zweiten und dritten Ansicht her. Als dritter Hauptpunkt, in dem noch immer keine Klarheit geschaffen ist, wäre die Bildung des Follikelepithels am Ei zu erwähnen. Auf diesen Punkt habe ich aber in meinen Untersuchungen weniger mein Augenmerk gerichtet, mich vielmehr im wesentlichen auf die Entwicklung der indifferenten Anlage und der männlichen Keimdrüse beschränkt.

Über die Methoden, deren ich mich bei meiner Untersuchung bedient habe, ist wenig zu sagen. Es waren die gewöhnlichen, jetzt überall bekannten und geübten. Als bestes Fixierungsmittel bewährte sich Pikrinessigsäure. Ich kann für die hier zu behandelnden Fragen empfehlen, recht stark zu färben und recht dünne Schnitte zu machen. Es erwies sich als günstig, Doppelfärbungen anzuwenden (Karmin-Pikrinsäure, Hämatoxylin-Eosin oder Methylgrün etc.). Alles in allem aber kann man sagen, daß die bisherigen Methoden für die scharfe Darstellung der Segmentalstränge noch im Stiche lassen. Wenn auf einem Querschnitt durch einen Embryo alle übrigen Organe in musterhaftester Klarheit vorliegen, läßt die Keimdrüse immer zu wünschen übrig. Dies ist wohl weniger Schuld des Untersuchers und der Methode als des Umstandes, daß hier Durchwachsungen und Durchdringungen verschiedener Gewebselemente eintreten, wie sie bei anderen Organen nicht beobachtet werden.

Wie WALDEYER finde auch ich „die erste Spur der Anlage der Sexualorgane zwischen Enddarm und Wolff'schem Körper an der medialen Fläche des letzteren als eine beträchtliche Verdickung des Epithels“ (vgl. Fig. I). Sie tritt ein, lange bevor die Müllerschen Gänge angelegt sind, etwa zwischen 3. und 4. Tage der Bebrütung. Auf genauere Zeitangaben nach Tagen und Stunden der Bebrütung ist wenig Wert zu legen, da man nur allzuhäufig Eier erhält, die von den Hühnern zuweilen tagelang bebrütet worden sind.

Die Zeitangaben der verschiedenen Autoren werden ferner durch den Umstand inkommensurabel gemacht, daß die Eier bei verschiedenen Temperaturen bebrütet wurden. Findet die Bebrütung bei 38° C statt, so wird man niemals am Ende des 4. Tages

die erwähnte Epithelverdickung vermissen. Nähere Untersuchung zeigt nun, daß man es dabei nicht mit einer gleichmäßigen Vermehrung der Epithelzellen zu thun hat, sondern daß für den hier stattfindenden Prozeß das Auftreten großer Zellen mit blasigem Kern charakteristisch ist, die schon von BORNHAUPT gesehen, von WALDEYER aber erst in ihrer Bedeutung erkannt und als Ur- oder Primordialeier beschrieben worden sind.

Schon die Durchmusterung einer geringen Anzahl von Schnitten liefert alle Übergangsstadien von niedrig-cylindrischer Epithelzelle, die fast völlig von dem lang-ovalen, durch Farbstoffe stark tingierten Kern erfüllt ist und nur einen dünnen Protoplasmamantel um letzteren ausscheidet, zu der häufig 5mal größeren Ureizelle mit großem blasenförmigen Kern, der sich nur schwach färbt (vgl. Fig. I *kep* und *ur*). Stets aber ist die Größe des Kerns im Verhältnis zu derjenigen der ganzen Zelle eine mäßige. Auch der Plasmaleib der Ureier ist hell und tingiert sich nur schwach, und zwar um so schwächer, je größer das Urei ist. Diese Ureier nun findet man in allen Stadien der Entwicklung und Teilung und demzufolge den verschiedensten Größen und mehr oder weniger gefärbt im Epithel. Trotzdem ist ihr Habitus ein so charakteristischer, daß wohl niemals ihre Unterscheidung von irgend einer anderen Zellform des embryonalen Körpers schwer fallen dürfte. Man findet die Zellen, wie erwähnt, im Epithel, aber auf wenig älteren Stadien auch nach innen von diesem hineingeschoben in das darunter liegende Bindegewebe (Fig. I *bgw*). Doch kommt es dabei im großen und ganzen mehr zu einer Verdrängung der Bindegewebszellen als zu einer Mischung beider Zellformen, und nur in geringer Anzahl sieht man die Bindegewebszellen zwischen den Ureiern liegen. Diese äußerst schwache Entwicklung des Bindegewebes ist für die ersten und mittleren Entwicklungsstadien der Keimdrüse im höchsten Grade charakteristisch. Der größte Teil des Bindegewebes, das wir in älteren Stadien in der Keimdrüse finden, wuchert erst viel später als Begleitung der Gefäße hinein. Es finden sich nun im Epithel ebenso häufig als einzelne Ureier ganze Komplexe dieser Zellen, die sich als Teilungsprodukte eines einzelnen Ureies ausweisen. Man trifft zwei, vier, acht und mehr beisammen, zuweilen zwei noch nicht vollständig geteilt und schon wieder in neuer Teilung begriffen. Karyokinetische Figuren sind häufig zu beobachten. Es hat entschieden den Anschein, als ob die Teilungsprodukte eines Ureies von einer gemeinsamen, sehr dünnen Hülle umschlossen

seien, wie schon SEMPER bei Plagiostomen beobachtet hat. Direkt sehen kann man diese Hülle freilich nicht, aber das Vorhandensein prägt sich in einer scharf ausgesprochenen Abgrenzung der Zellkomplexe, die von einem Urei stammen, aus. SEMPER nennt diese Komplexe sehr treffend „Ureiernester", und scheint mir dieser Ausdruck allgemeinere Aufnahme zu verdienen. Gewöhnlich findet man in den Ureiernestern nicht eine Anzahl deutlich umschriebener, wohl begrenzter Zellen, sondern mehr eine protoplasmatische Masse mit Kernen. Dabei dienen allerdings die Kerne als Attraktionscentra für das Protoplasma, das sich sphärisch um diese Centra anzuhäufen beginnt. Deutliche Zellgrenzen sind dabei aber fast niemals wahrzunehmen. Die Teilungsvorgänge, die das Primordialei zu einem Ureiernest zerfallen lassen, erinnern an die wirkliche Eifurchung bei Vögeln; man könnte sie eine primordiale Furchung nennen. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß der histologische Vorgang der Bildung der Ureier, die Structur der letzteren und die Bildungsart der Ureiernester bei allen Wirbeltierklassen auffallende Ähnlichkeiten aufweist und in fast gleicher Weise von SEMPER bei Plagiostomen, BRAUN bei Reptilien, BALFOUR bei Säugetieren beobachtet und geschildert worden ist.

Niemals habe ich beobachten können, daß die Ureier bei ihrer Auswanderung aus dem Epithel Zellen des letzteren mit sich nehmen. Oft hat es allerdings bei den noch im Epithel liegenden Ureiern den Anschein, als seien sie in der geschilderten Weise von Epithelzellen umgeben. Dies ist aber an sich nicht beweisend, denn es ist nicht verwunderlich, daß die Epithelzellen sich den stark in Vermehrung begriffenen Ureiern accommodieren. Da aber, wo die Ureier den Epithelverband verlassen haben, sieht man niemals derartige Bilder, und für das Hühnchen wenigstens läßt sich als Regel aufstellen, daß die Ureier beim Ausscheiden aus dem Epithelverband nicht von unveränderten Epithelzellen begleitet werden.

Es kommt vor, daß das ungeteilte Urei das Epithel verläßt und in das unterliegende Gewebe auswandert; ebenso häufig wird aber ein ganzer Zellenkomplex, den wir Ureiernest nennen, als solcher aus dem Epithel hinaus und in die tiefer liegenden Gewebe hineingeschoben. Dieser Unterschied ist natürlich ein ganz nebensächlicher, denn es kommt wenig darauf an, ob das Urei schon im Epithel oder erst später sich zu teilen beginnt. Darauf aber ist Gewicht zu legen, daß der Vorgang nicht als eine zapfenförmige Vorstülpung des Epithels in das Bindegewebe,

vielmehr als eine Einwanderung einzelner Zellen oder abgeschlossener Zellenkomplexe in letzteres hinein sich darstellt.

Auch wenn das Urei als solitäre Zelle aus dem Epithel auswandert, wird doch aus ihr später durch Teilung ein Ureiernest. Die Teilung erfolgt ganz, wie für die schon im Epithel gebildeten Ureiernester beschrieben ist, und wir haben also hier bloß eine nebensächliche zeitliche Verschiebung vor uns. Über das Schicksal der Ureiernester soll später berichtet werden, wenn wir einen anderen, mit der Ureierbildung gleichzeitigen Vorgang näher ins Auge gefaßt haben. Nur sei noch erwähnt, daß das embryonale Bindegewebe, in welches die Ureier zunächst eindringen und das sie später allmählich größtenteils verdrängen, ebenfalls zu wuchern und seine Elemente zu vermehren beginnt.

Fast gleichzeitig mit der ersten Verdickung des Keimepithels und der Entstehung der Ureier sehen wir eigentümliche Prozesse an der Urniere vor sich gehen. Zu dieser Zeit besteht die Urniere nur aus wenigen Querkanälen, die in den relativ sehr weiten Längskanal, den Wolff'schen Gang, einmünden. Das Epithel aller dieser Kanäle besteht aus hohen Cylinderzellen mit ovalen, durch Farbstoffe stark tingierten Kernen. Man sieht nun schon zu dieser Zeit bei genauer Untersuchung an der der Mittellinie zugewendeten, dem Wolff'schen Gange abgewendeten Seite der Urniere in dem anstoßenden Bindegewebe eigentümliche, unregelmäßig geformte Zapfen oder Stränge liegen, die bald auf Quer-, bald auf Schief-, bald auf Längsschnitten getroffen sind, mag man die Schnitte durch den Embryo legen, wie man will. Hieraus geht hervor, daß die Wachstumsrichtung der Stränge eine ganz unregelmäßige ist; doch scheint bei der Mehrzahl eine schiefe Richtung seitlich von oben und hinten gegen die Mitte nach unten und vorn vorzuherrschen, wie man sich am besten durch Vergleichung von Quer- und Frontalschnitten durch den Embryo überzeugen kann. Diejenigen Stränge, welche am meisten ventralwärts liegen, nähern sich bedeutend der oben beschriebenen Verdickung des Keimepithels, die eben beginnt sich faltenartig vorzuwölben, ohne sie jedoch bis jetzt zu erreichen. Ehe ich die Stränge genauer beschreibe, will ich gleich bemerken, daß dies ohne Zweifel die sogenannten Segmentalstränge (Markstränge, Sexualstränge) sind. Diejenigen Autoren (Schmiegelow, Mihalkovics), welche diese Stränge plötzlich in ihrer ganzen Länge vom medialen Teil der Urniere bis zum Keimepithel auftreten sahen, haben sie offenbar erst auf zu späten Stadien beobachtet.

Schmiegelow giebt ausdrücklich an, daß sie am 6. oder 7. Brüttage auftreten; ich sehe sie aber ausnahmslos schon am 5. Tage, gewöhnlich schon am vierten. Freilich haben sie zu dieser Zeit noch nicht das Keimepithel, ja nicht einmal die faltenartige Erhebung, die durch die Epithelverdickung hervorgerufen wird, erreicht. Auch liegen sie noch fern von den am meisten gegen das Stroma vorgeschobenen Ureiern oder deren Derivaten, den Zellen der Ureiernester, die man stets ohne Mühe als solche erkennen kann. Es liegt somit auch keine Möglichkeit vor, die Stränge als die Produkte der Ureier oder Ureiernester zu betrachten.

Bei aufmerksamer Durchmusterung einer großen Anzahl von Schnitten (Quer- oder Frontalschnitte sind am geeignetsten) wird man nun immer Bilder treffen, die die Abstammung der fraglichen Stämme von Kanälchen der Urniere, bei älteren Embryonen auch von den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen ganz unzweideutig erweisen (Fig. II und Fig. III). Man sieht, daß sich ab und zu aus der Wandung einer Kapsel ein solider Zapfen vorbuchtet, der unter mannigfachen Krümmungen, unregelmäßigen Teilungen, Netzbildungen weiterwächst. Diese Unregelmäßigkeit des Wachstums macht die Beobachtung so überaus schwierig, denn höchst selten und nur zufällig wird ein Zapfen auf eine größere Strecke hin in seiner Längsrichtung getroffen. Trifft man einmal zufällig einen Längsschnitt, so ist er gewöhnlich umgeben von quer und schief getroffenen Zapfen (Fig. II). Daß die Zapfen ein unregelmäßiges Netzwerk bilden, dessen Maschen bald auseinanderfahren, bald wieder zusammenlaufen, kann man hin und wieder auf günstig getroffenen Strecken erkennen (Fig. IV *sgst*). Hier liegt dann dasselbe Bild vor, wie es Braun vermittelst Rekonstruktion bei den Reptilien erhielt.

Die Zellen der Stränge sind nicht völlig gleichartig den Epithelzellen der Urnierenkanälchen; sie sind selten cylindrisch, gehen mehr in rundliche Formen über, sind häufig kleiner, überhaupt von wechselnder Form und Größe. Doch kann man an den aus den Kanälchen heraussprossenden Zapfen alle Übergänge von den normalen, cylindrischen Epithelzellen der Kanälchen zu den etwas kleineren, rundlichen, unregelmäßigen Zellen der Zapfen auffinden (vgl. Fig. II *unk, sgst*).

Sämmtliche bisher geschilderten Eigentümlichkeiten, die Zapfenform, die unregelmäßige Art des Wachstums, die wechselnde Gestalt und Größe der Zellen, alles zusammen verleiht unseren Strängen die auffallendste Ähnlichkeit mit Carcinomzapfen, die

aus einer Cylinderepithel besitzenden Drüse hervorsprossen. Ja selbst eine weitere Übereinstimmung nehmen wir wahr, eine auffallende Vermehrung und Proliferation des Bindegewebes, die in beiden Fällen ohne Zweifel durch den Reiz, den das starke Wachstum des Nachbargewebes ausübt, hervorgerufen wird. Denn die schließliche Beteiligung des Bindegewebes bei dem Bau der sich bildenden Organe ist gering, und größtenteils wird das gewucherte Gewebe zuletzt durch die stark sich vermehrenden Zapfen wieder verdrängt.

Für die Beobachtung wird aber durch die starke Zunahme des Bindegewebes eine neue Schwierigkeit gesetzt und hierin, sowie in dem unregelmäßigen Auftreten und Wachstum der Zapfen sehe ich den Hauptgrund für die Unsicherheit, die noch immer für die Herleitung der Stränge herrscht. Mihalkovics macht die positive Angabe, daß man bei genauem Zusehen stets eine Grenze zwischen Zapfen und Urnierenkanälchen respektive Kapseln wahrnehmen könne. Ich muß das Gegenteil behaupten. Gewöhnlich fehlt die bestimmte Grenze, aber gerade die Unbestimmtheit der Umrisse (bei sonst vorzüglich konserviertem Gewebe) macht es mißlich, zu demonstrieren, daß der Zapfen eine Hervorwölbung eines Teils der Kanal- oder Kapselwandung ist. Doch findet man ab und zu auch ganz unzweideutige Bilder, besonders wenn der Zapfen aus einem Kanälchen stammt; entsteht er durch Vorwölbung der Kapselwand (bei weitem die häufigere Entstehungsart), so sind unzweideutige Bilder seltener; sie sind aber mit einiger Mühe auch stets aufzufinden (vgl. Fig. III).[1]

Von der ganzen medialen Seite der Urniere wuchern die Zapfen in der oben geschilderten Weise nach der Mittellinie zu ein Stück weit in das benachbarte Bindegewebe. Sie werden bei der Bildung zweier sehr differenter Organe verwendet, der Keimdrüse und der Nebenniere. Zur Bildung des Drüsenteils der letzteren werden die mehr dorsalwärts gelegenen Zapfen verbraucht. Auf ihre weiteren Schicksale soll hier nicht weiter eingegangen werden. Die mehr ventralwärts gelegenen Zapfen wuchern in der oben gekennzeichneten schiefen Richtung in die Falte, die sich beiderseits vom Mesenterium — verursacht durch die Verdickung des Keimepithels — hervorwölbt.

---

1) Stammt der Zapfen aus einem Kanälchen, wie erwähnt das ungleich seltenere Vorkommnis, so entsteht er doch immer dicht an der Einmündungsstelle des Kanälchens in den Malpighi'schen Körper. — Für die Feststellung aller dieser Verhältnisse leistete mir das Zeichnen und nachherige Rekonstruieren der Schnittserien die besten Dienste.

An dieser Falte ist nicht nur das Epithel stark verdickt und gewuchert, sondern auch — wohl infolge des hierdurch hervorgerufenen Reizes — das Bindegewebe. Ureier liegen solitär oder in Nestern im Epithel und im Bindegewebe nicht allein der Falte, sondern auch der angrenzenden Abschnitte (Fig. V *mep*). Besonders im Epithel des Mesenteriums kann man zu dieser Zeit noch häufig Ureier antreffen. Dieselben scheinen aber nicht weiter zur Entwicklung zu kommen und normaler Weise zu Grunde zu gehen, denn in späteren Entwicklungsstadien sind sie stets spurlos verschwunden.

Sobald die Epithelzapfen in die Keimfalte einwandern, verdrängen sie allmählich das gewucherte Bindegewebe bis auf geringe Reste und kommen an vielen Stellen in direkten Kontakt mit dem Keimepithel (Fig V *sgst, kep*). Aus letzterem, ebenso wie aus dem Bindegewebe, wandern nun Ureier und Ureiernester in die Epithelzapfen ein, die dicht gedrängt das Centrum der Keimdrüse einnehmen. Es zeigt sich dabei, daß der Zellverband, den ein Ureiernest bis zu einem gewissen Grade darstellt, kein dauernder ist, und zwar weder in der Keimdrüse, die zum Hoden, noch auch derjenigen, die zum Ovarium wird. Die Ureierzellen erreichen in späteren Entwicklungsstadien im Hoden gewöhnlich nicht mehr so bedeutende Größe, wie anfangs. Doch kann man sie stets ohne besondere Schwierigkeit von den Zellen der Zapfen, noch leichter von den Bindegewebszellen unterscheiden.

Auf dem eben geschilderten Stadium bleibt die Keimdrüse lange Zeit stehen. Die Hauptveränderungen sind durch Größenzunahme bedingt, die durch Vermehrung der Stränge (Hineinwachsern neuer und Ausbreitung alter Zapfen) und durch Einwandern von neuen Ureiern in die Stränge verursacht wird.

Die geschlechtliche Differenzierung, die sich beim Hühnchen am 5., spätestens am 6. Tage erkennen läßt, macht sich zunächst dadurch bemerklich, daß bei weiblichen Embryonen die rechte Keimdrüse in auffallender Weise im Wachstum zurückbleibt. Auch beim Männchen entwickelt sich häufig der rechte Hoden langsamer und bleibt oft zeitlebens kleiner. Aber die Differenz ist hier stets so unbedeutend, daß man am 6. Tage immer ohne Mühe Hoden und Eierstock an diesem Merkmal unterscheiden kann. Schwieriger ist anfangs die histologische Unterscheidung. Waldeyer will früh eine Differenz darin erkennen, daß das Keimepithel des Eierstocks sich stärker entwickelt, während dasjenige des Hodens je länger, je mehr im Wachstum zurückbleibt. So soll man schon sehr früh Embryonen, deren Keimdrüse von einem niedrigen,

flachen Epithel überzogen ist, als männliche erkennen können. Ich halte dies Merkmal für sehr wenig sicher. Noch am 12. Tage tragen viele Stellen der männlichen Keimdrüse, besonders an den vorderen und mittleren Abschnitten derselben, ein mehrschichtiges, deutlich ausgeprägtes Keimepithel, in welchem fortdauernd Ureier zur Entwicklung kommen (Fig. VI *kep*). Das beste histologische Unterscheidungsmerkmal scheint mir das zu sein, daß im Hodenparenchym die Segmentalstränge niemals eine wichtige Rolle zu spielen aufhören, dieselben dagegen im Eierstock gegen die äußerst zahlreich sich vermehrenden Ureier zurückzutreten beginnen; ob sie schließlich ganz verdrängt werden, als Rudimente bestehen bleiben oder bei der Bildung des Follikelepithels eine Rolle spielen, kann ich nicht direkt entscheiden, da ich ausschließlich der männlichen Keimdrüse meine Aufmerksamkeit zuwandte. Auf diese Frage komme ich aber am Schlusse der Untersuchung zurück.

Auch in der männlichen Keimdrüse kommt bald nach der Einwucherung der Stränge in die Drüse eine Zeit, wo die Grenzen und ganze Ausprägung dieser Gebilde undeutlicher wird, als sie im Anfang war. Dies wird dadurch verursacht, daß immer neue Stränge einwuchern und so die ganze Masse äußerst fest aufeinandergepreßt wird. Andrerseits macht auch das Eindringen der Ureierzellen in die Stränge die Grenzen derselben an vielen Stellen undeutlich. Dazu kommt, daß ein bindegewebiges Zwischengewebe zu dieser Zeit nur ungemein schwach entwickelt ist (Fig. V *bgw*). Doch muß betont werden, daß es zu allen Zeiten gelingt, den Bestand der Stränge als solcher zu konstatieren. Am 7. Tage beginnen Blutgefäße vom Hilus aus in die Drüse einzuwuchern, und da sie ihre Sprossen zwischen die dicht beisammen liegenden Epithelzapfen einschieben, treten letztere nun wieder deutlicher im mikroskopischen Bilde hervor. Auch bringen die einwachsenden Gefäße reichlichere Mengen von Bindegewebe mit sich, das nun erst beim Aufbau des Organs eine Rolle zu spielen anfängt (Fig. VI *bgw*). Eigentlich sind damit alle wesentlichen Bestandteile des Organs angelegt, und die nunmehr folgenden Veränderungen sind mehr sekundärer Natur.

Zunächst ist hervorzuheben, daß die Ureierbildung bis zum Ende der zweiten Woche ununterbrochen vor sich geht. Mihalkovics unterscheidet zwei Perioden der Ureierbildung; die erste soll das Material für die „Sexualstränge“, die zweite erst wirkliche Ureier liefern. Beide Perioden werden durch eine Pause getrennt, in der überhaupt keine ureierähnlichen Zellen im Keim-

epithel gebildet werden sollen. Eine solche Pause existiert aber, beim Hühnchen wenigstens, nicht. Die Ureierbildung findet hier unausgesetzt statt, bis sie etwa in der Mitte der dritten Woche definitiv aufhört, und das Keimepithel sich zu einer dünnen Schicht platter Zellen abflacht, die das darunter eingewucherte, stark entwickelte Bindegewebe überzieht (Fig. VII *ep*). Eine Unterscheidung zweier Perioden der Ureierbildung kann somit beim Hühnchen nicht aufrecht erhalten werden, um so weniger als, wie wir sahen, die Segmentalstränge nicht Abkömmlinge des Keimepithels, sondern der Urnierenkanälchen und Kapseln der Malpighi'schen Körperchen sind.

Fig. VI stellt die Keimdrüse auf diesem Stadium der Entwicklung dar. Das Keimepithel (*kep*) ist gegen früher reduziert, aber immer noch vorhanden und produziert fort und fort Ureier (*ur*). Die Segmentalstränge (*sgst*) heben sich deutlicher hervor als früher (Fig. V), wo das zwischen den einzelnen Strängen befindliche Bindegewebe nur ganz unbedeutend zur Entfaltung kam. Jetzt werden die einzelnen Stränge durch Bindegewebe, das in reichlicher Menge mit den Gefäßen in die Drüse eingewuchert ist, voneinander getrennt.

Wenn das Bindegewebe beginnt, die dicht mit Ureiern erfüllten Sexnalstränge vom Keimepithel zu trennen, hört die Ureierbildung auf. Das Keimepithel flacht sich ab (Fig. VII *ep*), das darunterliegende Bindegewebe accommodiert seine Verlaufsrichtung der Oberfläche des Organs und wird nun als Albuginea bezeichnet (Fig. VII *alb*). Der bindegewebige Teil dieser Albuginea, die somit als ein Produkt des vom Hilus her mit den Gefäßen eingewucherten Bindegewebes zu betrachten ist, behält seinen Zusammenhang mit letzterem, der Anlage der Septulae testis (Fig. VII *bgw*).

Der Hode hängt um diese Zeit mit der Urniere in seiner ganzen Breite durch die eingewucherten Segmentalstränge, Gefäße und Bindegewebe zusammen, aber der Zusammenhang beginnt sich nun zu lockern, an den meisten Stellen wird er nur noch durch ein von weiten Lücken erfülltes Maschenwerk eingenommen, das allmählich größtenteils schwindet. Nur an der Stelle, die später zum Hilus wird und dann das Rete testis enthält, erhält sich ein innigerer Zusammenhang, und hier sieht man auch die Epithelzapfen der Segmentalstränge persistieren und sich in Keimdrüse sowohl als Urniere fortsetzen.

Erst am Ende der dritten Woche beginnt die Bildung der

Samenkanälchen, oder besser gesagt, die mit Ureiern erfüllten und infiltrierten Segmentalstränge erhalten ein Lumen und bilden sich auf diese Weise zu Samenkanälchen um.

Besonders SEMPER (12) hat den Vorgang der Lumenbildung einer näheren Untersuchung unterzogen, und bemerkenswerter Weise spielen sich dabei in der Keimdrüse der Plagiostomen fast identische Vorgänge ab mit den bei Vögeln stattfindenden. SEMPER sagt: „Die Aushöhlung der Ketten erfolgt dergestalt, daß die Zellen derselben in unregelmäßiger Weise unter beständiger Teilung auseinanderweichen; hier und da bleiben im Innern einzelne Zellen oder selbst Zellengruppen liegen, welche zuerst mit den wandständigen Zellen in Verbindung stehen, schließlich aber wohl mehr oder minder vollständig resorbiert werden."

Ein ganz ähnliches Auseinanderweichen der Ureier bei gleichzeitigem Untergang und Resorption centraler Zellen findet auch beim Hühnchen statt. Das so gebildete Lumen ist dann noch teilweise von fasrigen Zügen und Netzen erfüllt, die Reste der untergegangenen Zellkörper darstellen. Ab und zu findet man in ihnen ebenfalls im Zustande des Zerfalls befindliche blasige Kerne (vgl. Fig. VII). Die Größe und Form dieser Kerne deutet darauf hin, daß ausschließlich Ureier diesem Resorptionsprozeß zum Opfer fallen. Niemals habe ich Kerne gefunden, die den Zellen der Segmentalstränge angehörten.

Die Wandung des so gebildeten Kanälchens wird nunmehr von zwei sehr verschiedenartigen Zellformen gebildet: kleinen, mehr cylindrischen Zellen mit ovalem, durch Farbstoffe stark tingiertem Kern, und großen, rundlichen mit blassem, bläschenförmigem Kern (Fig. VII *sgsts, ur*). Ohne Zweifel haben wir in den ersteren die Zellen der Segmentalstränge, den letzteren die in jene aufgenommenen Ureier zu erblicken. Beide Zellformen liegen regellos untermischt durcheinander, manchmal an der Wandung mehrere Lagen bildend. In diesem Falle liegen die Ureier gewöhnlich mehr central gegen das Lumen, die Zellen der Segmentalstränge mehr peripherisch. Um die Kanälchen beginnen die benachbarten Schichten des Bindegewebes sich entsprechend anzuordnen: es beginnt die Bildung der Membrana propria der Kanälchen.

Es kann natürlich keinem Zweifel unterliegen, daß die kleinen Zellen der Segmentalstränge die sogenannten Stützzellen der Samenkanälchen, die Ureier aber die großen, runden Hodenzellen repräsentieren.

Auf die Frage, welche Beziehungen letztere zur Spermabildung besitzen, soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Mihalkovics läßt aus einem Teil der Ureier, der nicht bei der Bildung der Samenkanälchen aufgebraucht ist, die interstitiellen Hodenzellen hervorgehen. Er scheint die dahinzielenden Beobachtungen vorwiegend an Säugetierembryonen gemacht zu haben. Beim Hühnchen habe ich keine Thatsachen finden können, die diese Auffassung stützen könnten; überhaupt habe ich bei jungen Tieren keine mit Sicherheit als interstitielle Zellen zu deutenden Elemente aufgefunden.

Die oben geschilderten Samenkanälchen erfüllen das ganze Organ, indem sie besonders an der Peripherie vielfach anastomosieren und schließlich konvergierend eine geringere Anzahl von Kanälchen, die im übrigen die gleiche Bildung zeigen wie die mehr peripherisch gelegenen gegen den Hilus der Drüse hin senden. Es ist bemerkenswert, daß diese ableitenden Kanäle, in denen wir wohl mit Recht die späteren geraden Samenkanälchen erblicken, zu dieser Zeit noch stark geschlängelt sind und außer den Segmentalzellen Ureier in reichlicher Menge beherbergen.

Der Verbindungsteil zwischen Hoden und Urniere enthält außer Bindegewebe und Gefäßen Segmentalstränge, in welche keine Ureier mehr eingedrungen sind. Die Zellen dieser Stränge beginnen erst ziemlich spät (bald nach dem Ausschlüpfen) auseinanderzuweichen; das unregelmäßige Netzwerk, das sie darstellen, und das Fig. IV abgebildet worden ist, wird dann zum Rete testis.

Die Verbindungsteile zwischen diesem Rete und den Urnierenkanälchen resp. den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen werden zu den Vasa efferentia. Letztere sind keine Neubildungen, die etwa erst jetzt entstehen, wie dies Mihalkovics darstellt, der bei Hunde- und Katzenembryonen zu dieser Zeit von den Malpighischen Kapseln am proximalen Ende der Urniere Epithelstränge in den Hilus des Hodens hineinwachsen sah, sondern sie sind — beim Hühnchen wenigstens — einfach die Anfangsstücke der von der Urniere in den Hoden gewucherten Segmentalstränge. Sie haben vom 4. Tage an ununterbrochen bis jetzt bestanden und beginnen erst mehrere Tage nach dem Ausschlüpfen ein Lumen zu erhalten. Nach Verschrumpfung der Glomeruli der Kapseln, aus welchen die Segmentalstränge hervorgegangen sind, münden die Anfangsteile der letzteren, das heißt, die Vasa efferentia testis direkt in die zugehörigen Urnierenkanälchen. Aus diesen Abschnitten der Urniere bildet sich die Epididymis; der größere Abschnitt des Organs

aber atrophiert, ein Vorgang, der sich schon früh (lange vor dem Ausschlüpfen) dadurch zu erkennen giebt, daß sich gewisse Abschnitte der Urniere im Gegensatz zu den mit den Segmentalsträngen zusammenhängenden Teilen ungenügend oder gar nicht mit Farbstoffen tingieren, zerfallen und endlich resorbiert werden.

Die Entwicklung der Keimdrüsen im Wirbeltierreiche.[1])

Ergiebt ein einfach chronologischer Bericht der Untersuchungen über die Entwicklung der Keimdrüsen bei den Wirbeltieren eine große Menge von Widersprüchen in den Beobachtungen und Deutungen der Autoren, und scheint demnach noch fast nichts sicher festgestellt zu sein, so glaube ich doch, daß eine kritische Vergleichung der Resultate der einzelnen Forscher eine ganze Reihe von gut begründeten Thatsachen liefert. Für den Hoden scheinen mir sogar alle wesentlichen Punkte aufgeklärt zu sein[2]); für das Ovarium bleibt als strittiger Punkt noch die Entwicklung des Follikelepithels übrig; doch will ich am Schluß versuchen, wenigstens auf indirektem Wege zu zeigen, welche Beantwortung dieser Frage die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Die Keimstoffe bilden sich bei beiden Geschlechtern in allen Wirbeltierklassen aus dem Peritonealepithel, und zwar werden zunächst von einem größeren Flächenabschnitt dieses Epithels Ureier (das heißt Bildungszellen der Keimstoffe) produziert, als schließlich durch faltenartige Hervorwölbung als Keimepithel im eigentlichen Sinne abgegrenzt wird. (Fig. V *mep*). Dies ist wichtig, da wir damit das Cölomepithel im allgemeinen als Matrix der Keimstoffe kennen lernen; erst sekundär erhält ein Teil desselben, der nun Keimepithel genannt wird, die Hervorbringung der Keimstoffe als ausschließliche, nur ihm zukommende Leistung.

Der histologische Vorgang der Umbildung der Epithelzellen zu Ureiern, die Beschaffenheit der letzteren, die eigentümliche Art ihrer Teilung, die zu Zellkomplexen führt, welche man treffend mit SEMPER Ureiernester nennt, jedes einzelne und alles zusammen

---

1) Ich gehe bei dieser Zusammenfassung nur auf diejenigen Vertebratenklassen ein, bei welchen die Keimdrüsen in Beziehung zur Urniere treten, lasse also Amphioxus, Cyclostomen, Ganoiden und Teleostier unberücksichtigt, wo die Verhältnisse wesentlich einfacher liegen.

2) Natürlich bezieht sich dieser Ausspruch nicht auf die noch sehr dunkele Spermatogenese.

wiederholt sich in auffallend übereinstimmender Weise in allen Wirbeltierklassen bei Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

Zwischen Urniere und Keimepithel sieht man nun eigentümliche Zellstränge auftreten, deren Deutung und Ableitung den Beobachtern von Anfang an viel Schwierigkeiten verursacht hat und auch jetzt noch scheinbar den dunkelsten Punkt in der Entwicklung der Keimdrüsen bezeichnet. Ich glaube aber, nur scheinbar. Man kann die Stränge von dem Keimepithel, von dem Bindegewebe, endlich von der Urniere ableiten. Alle drei Möglichkeiten sind versucht worden. Außer Bornhaupt (8) versuchte Egli (13), der übrigens die Stränge als solche noch nicht scharf unterschied, die Hodenkanälchen auf direkte Einstülpung des Keimepithels zurückzuführen. Diese Angabe hat von keiner Seite Bestätigung erhalten. Man kam aber darauf, die Stränge sich aus dem Bindegewebe „herausdifferenzieren“ zu lassen, sei es ohne weiteres aus Bindegewebszellen, oder aber durch Thätigkeit der in das Bindegewebe eingewanderten Ureier. Die Aufstellung eines Begriffs des „Sichherausdifferenzierens“ scheint mir im wesentlichen nichts anderes zu sein als das verhüllte Zugeständnis, daß man das Auftreten eines Gebildes beobachtet hat, dessen Herkunft man nicht zu erklären vermag. Dies um so mehr, als der Modus dieses Vorgangs, etwa die Art, wie die Zellen sich aufstellen und Verbände bilden, von keinem Autor, der für diese Ableitung eintritt, auch nur andeutungsweise beobachtet worden ist. Alle nahmen auf einem gewissen Stadium die fertig gebildeten Stränge in ihrer ganzen Ausdehnung wahr.

Weit positiver und sicherer scheinen mir die Beobachtungen derjenigen Forscher, die die Stränge von der Urniere ableiten, ja sie scheinen mir genügend, um die Frage endgültig zu entscheiden. Schon Waldeyer hat das Auswachsen enger Kanälchen der Urniere gesehen, aber gerade in diesem Punkt finde ich die Beobachtungen in seiner so vortrefflichen Arbeit nicht vollkommen zwingend. Dagegen finde ich positive und, wie ich glaube, kaum anfechtbare Beobachtungen des Auswachsens der zapfenförmigen Segmentalstränge aus Kanälchen oder Kapseln der Urniere bei Semper für Plagiostomen, Braun bei Reptilien, Balfour bei Säugetieren, Weldon bei Selachiern und Reptilien. Endlich habe ich diesem Punkte beim Hühnchen besondere Aufmerksamkeit zugewendet und glaube für mein Objekt die ganz unzweideutige und zwingende Beobachtung geliefert zu haben, daß die Stränge

aus den Kanälchen und vornehmlich den Kapseln der Urniere hervorwachsen, etwa wie es die Epithelzapfen eines Carcinoms thun würden (vgl. Fig. II und III). Freilich scheint es mir unbillig, zu verlangen, „daß die Epithelzapfen sich gegen ihre Umgebung ebenso scharf absetzen müßten, wie etwa eine in die Tiefe der Cutis hineinwachsende Schweißdrüsenanlage". Dies geschieht allerdings nicht, aber wer kann hier Vorschriften machen? Es genügt meines Erachtens, das Hervorwachsen der Zapfen aus Urnierenkanälchen zu konstatieren. Der Grund für ihr wenig deutliches Hervortreten liegt zum Teil in den starken Wucherungsprozessen des umgebenden Bindegewebes, zum anderen Teil in der Unregelmäßigkeit ihres Wachstums.

Wachsen die Stränge aus der Urniere hervor in die Keimdrüse hinein, so muß ein Stadium existieren, in welchem erstere nachweisbar sind, das Keimepithel und die Ureier bergende Zone aber noch nicht erreicht haben. Ein solches Stadium habe ich entgegen den Angaben derjenigen Autoren, die die Stränge plötzlich in ihrer ganzen Ausdehnung beobachtet haben, aufgefunden.

Auch die Beschaffenheit der Stränge und die Art ihres Wachstums scheint in sämtlichen Wirbeltierklassen, bei denen sie genauer untersucht sind, eine fast identische zu sein. Besonders deutlich wird die Übereinstimmung bei Vergleichung von Weldon's Zeichnungen bei Selachiern und den meinigen beim Hühnchen entgegentreten. Was den Typus des Wachstums anlangt, so liefert Braun bei Reptilien eine Beschreibung, die sich ohne weiteres auf das Hühnchen (Fig. IV) übertragen läßt.

Übereinstimmend wird von allen Autoren die geschlechtliche Differenzierung der Keimdrüse bei den verschiedenen Klassen geschildert.

Histologisch kann man eine Keimdrüse als Ovarium erkennen, wenn die aus der Urniere vorgewucherten Segmentalstränge entweder die Keimdrüse resp. das Keimepithel gar nicht erreichen (Plagiostomen, Schlangen, manche Säugetiere), oder aber, falls sie es erreichen, stark gegen die massenhaft einwuchernden Ureier zurücktreten. In letzterem Falle ist der Gegensatz zur männlichen Keimdrüse kein ganz positiver, da auch bei letzterer Ureier in die Segmentalstränge eindringen. Dies führt aber im Hoden niemals dazu, daß die Stränge verdrängt werden oder ihre charakteristische Form und Anordnung aufgeben. Allein aus der Entwicklung des Keimepithels einen sicheren Schluß auf das spätere Geschlecht

des Embryos zu machen, dürfte in den meisten Fällen unmöglich sein.

Auch über das Eindringen der Ureier in die Segmentalstränge herrscht kaum irgend welche Meinungsverschiedenheit. Bemerkenswert ist, daß bei den Plagiostomen die Teile der Hodenkanälchen, welche wirklich Sperma bereiten, die Ampullen, ausschließlich von Ureiersträngen, die sich später aushöhlen, gebildet werden, und die Segmentalstränge nur den abführenden Teil der Hodenkanälchen liefern. Von den Reptilien an findet hier bei den höheren Wirbeltieren ein Unterschied statt: die Ureier dringen in die Segmentalstränge ein, und eine regionäre Scheidung von samenbereitendem und abführendem Teil des Samenkanälchens erfolgt nicht.[1]) Der Samen kann überall von den zwischen den Segmentalstrangzellen liegenden Ureiern bereitet werden.

Es ist interessant, daß die Aushöhlung der Ampullen bei Plagiostomen und der Samenkanälchen beim Hühnchen in ganz identischer Weise durch Zerfall und Resorption eines Teils der Ureier von statten geht. Zunächst ist dann das sich bildende Lumen von protoplasmatischen Strängen und Zügen, den Resten der untergegangenen Zellen, sowie von zerfallenden Zellkernen erfüllt.

Aus den Teilen der Segmentalstränge, in welche keine Ureier mehr eingedrungen sind, bildet sich das Rete testis, und aus den Verbindungsstücken der Segmentalstränge mit den Urnierenkanälchen respektive mit den Kapseln der Malpighi'schen Körper, deren Glomeruli nun schrumpfen, entstehen die Vasa efferentia.

Diejenigen Autoren, welche die Segmentalstränge nicht von Sprossen der Urnierenkanälchen ableiten, lassen erst jetzt eine Verbindung zwischen Keimdrüse und Urniere eintreten. Diese Auffassung fällt aber durch den Nachweis, daß Segmentalstränge und Urniere von Anfang an zusammenhängen und dieser Zusammenhang sich auf keinem Stadium der Entwicklung löst.

Was das Ovarium anlangt, so bleibt vorläufig die Abstammung des Follikelepithels noch strittig. Doch scheint mir, sprechen ge-

---

1) Der Hode der Plagiostomen bildet also vergleichend anatomisch den Übergang von Formen, bei denen sich die männliche Keimdrüse einfach aus dem Keimepithel ohne Beteiligung der Urniere entwickelt (Amphioxus, Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier), zu denjenigen, wo ein Durchwachsungsprozeß von Keimepithel und Urnierenzapfen stattfindet.

wichtige Gründe dagegen, das Epithel von den Segmentalsträngen (Marksträngen) abzuleiten. Bei Plagiostomen (Semper), Schlangen (Braun), vielen Säugetieren (Harz) dringen jene Stränge gar nicht bis in die Keimdrüse ein und können sich in diesen Fällen auch nicht bei der Follikelbildung beteiligen. Dann aber wäre man gezwungen, die Follikel verschiedener Wirbeltierklassen, ja innerhalb derselben Klasse diejenigen verschiedener Ordnungen für nicht homologe Gebilde zu halten, was in höchstem Grade unwahrscheinlich wäre.

So ist es am wahrscheinlichsten, daß die Follikelzellen wie die Eier Abkömmlinge des Keimepithels, vielleicht selbst umgebildete Ureier sind, die sich im Ureiernest um eine centrale Zelle, die Eizelle, concentrisch gruppiert haben.

Freilich bleiben in diesem Falle die in oder bis an das Ovarium wuchernden Segmentalstränge rätselhafte Gebilde. Deuten sie auf einen ehemals hermaphroditischen Zustand der Keimdrüse hin, oder besitzen sie eine besondere Leistung und ist ihre Funktion als Ableitungsweg des Spermas erst eine sekundäre? Für die Beantwortung dieser Fragen fehlt es augenblicklich noch an thatsächlichen Anhaltspunkten.

Litteraturnachweis.

1. H. Rathke. Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Danzig. Heft IV. Band I. 1825.
2. J. Müller. Bildungsgeschichte der Genitalien. 1830.
3. Valentin. Über die Entwicklung der Follikel in den Eierstöcken der Säugetiere. J. Müller's Archiv 1838. P. 103.
4. R. Remak. Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1857.
5. E. Pflüger. Die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1863.
6. W. His. Beobachtungen über den Bau des Säugetiereierstocks. Archiv für mikroskop. Anat. 1865. Bd. I.
7. Borsenkow. Über den feineren Bau des Eierstocks. Würzb. naturw. Zeitschr. Bd. IV. 1863.
8. Th. Bornhaupt. Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867.
9. W. Waldeyer. Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.
10. Kapff. Untersuchungen über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Archiv für Anatomie und Physiologie 1872.
11. Sernoff. Zur Frage über die Entwicklung der Samenröhrchen des Hodens und des Müller'schen Ganges. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1874.
12. C. Semper. Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arbeiten aus d. zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. II. 1875.
13. Th. Egli. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. I. Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Zürich 1876.
14. M. Braun. Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. IV. 1877.
15. F. M. Balfour. On the Structure and Development of Vertebrate Ovary. Quarterly Journal of Microscopical Science. London 1878.
16. F. M. Balfour. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von B. Vetter. Jena 1880.

17. A. Kölliker. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig. 1. Auflage 1880, 2. Auflage 1884.
18. Rouget. Evolution comparée des glandes genitales. Compt. rend. T. 88. 1879.
19. Mac Leod. Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie. T. I. 1880.
20. M. Nussbaum. Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreiche. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. VIII. 1880.
21. Balbiani. Sur la génération des Vertébrés. Paris 1879.
22. E. van Beneden. Archives de Biologie. 1880. P. 475.
23. K. Schulin. Zur Morphologie des Ovariums. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XIX. 1881.
24. E. Schmiegelow. Studien über die Entwicklung des Hodens und Nebenhodens. Archiv f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1882.
25. J. Janosik. Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XXII. 1883.
26. Harz. Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugetiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXII. 1883.
27. Weldon. On the suprarenal Bodies of Vertebrates. Quarterly Journal of Microscopical Science. 1885.
28. G. v. Mihalkovics. Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind bei 540facher Vergrößerung (Zeiß Obj. F, Okul. II) gezeichnet und dann um $^1/_5$ verkleinert worden.

Fig. I. Querschnitt durch das Keimepithel des Hühnchens am Ende des 3. Tages. *kep* Zellen des Keimepithels, die sich zum Teil in Ureier (*ur*) verwandeln. Letztere dringen in das unterliegende Bindegewebe (*bgw*) ein.

Fig. II. Querschnitt durch einen Teil der Urniere. Aus den Urnierenkanälchen (*unk*) wuchert ein Segmentalstrang (*sgst*) hervor. Darunter sieht man Querschnitte von Segmentalsträngen, die vielleicht zu dem ersterwähnten gehören. *mk* Kapsel des Malpighi'schen Körperchens, *gl* Glomerulus, *bgw* Bindegewebe.

Fig. III. Querschnitt durch einen Malpighi'schen Körper, aus dessen Kapsel (*mk*) ein Segmentalstrang (*sgst*) vorwuchert. *unk* Urnierenkanälchen. *gl* Glomerulus.

Fig. IV. Segmentalstränge (*sgst*) auf ihrem Wege zwischen Urniere und Keimepithel, teilweise auf Längsschnitten, teilweise auf Querschnitten getroffen. *bgw* Bindegewebe.

Fig. V. Querschnitt durch die Keimdrüse Mitte des 5. Tages. Die Segmentalstränge (*sgst*) haben das Keimepithel (*kep*) erreicht, und aus letzterem wandern Ureier (*ur*) in die Stränge ein. *mep* Epithel des Mesenteriums, in dem auch verstreut Ureier zur Entwicklung kommen. *bgw* Bindegewebe.

Fig. VI. Querschnitt durch einen peripherischen Abschnitt des Hodens am 12. Tage. Bindegewebe stärker entwickelt, trennt die nun deutlicher vortretenden Segmentalstränge. Bezeichnungen wie in Fig. 5.

Fig. VII. Querschnitt durch einen peripherischen Abschnitt des Hodens eines eben ausgeschlüpften Hühnchens. Die Segmentalstränge haben durch Auseinanderweichen der Zellen und Untergang und Resorption vieler Ureier ein Lumen (*l*) erhalten. Die Wandung der Kanälchen wird gebildet von Ureiern (*ur*) und Zellen der Segmentalstränge (*sgstz*), die jetzt Hodenstützzellen genannt werden. Im Lumen der Kanälchen bemerkt man Reste der untergegangenen Ureier. An der Peripherie bildet das Bindegewebe, das zwischen den Kanälchen die Septulae testis formiert, die Albuginea (*alb*). Dieselbe wird von einer platten Schicht des ehemaligen Keimepithels (*ep*) überzogen.

Beiträge zur Histologie der Echinodermen.

Von

Dr. Otto Hamann,
Privatdozent in Göttingen.

Hierzu Tafel VI—XVIII.

Einleitung.

Nach länger als zweijähriger Arbeit kann ich diesen dritten Teil meiner Studien zur Histologie der Echinodermen, welcher die regulären wie irregulären Seeigel behandelt, veröffentlichen. Wenn ich trotz anderweitiger Pflichten als Assistent immer noch genügende Zeit fand, um diese Arbeiten zu fördern, so verdanke ich das besonders meinem Chef, Professor EHLERS, dem ich hierfür sehr verpflichtet bin.

Auch diese „Echiniden - Anatomie und Histologie" lasse ich unter demselben Titel erscheinen, welchen die vorhergehenden Hefte tragen. War es aber schon bei Holothurien und Asteriden unmöglich, die Histologie allein zu berücksichtigen, so gilt dies in noch viel höherem Maße von den Echiniden. Ich war zunächst gezwungen, die Anatomie dieser Gruppe ausführlich zu untersuchen und dann erst dem feineren Bau mich zuzuwenden. Daß ich dabei auf histologische Feinheiten mich nicht einlassen konnte, ist selbstverständlich.

Wenn man bedenkt, daß das Nervensystem bisher nur in seinen Hauptstämmen bekannt war, und nur das Vorhandensein von peripheren Nerven so zu sagen mehr erschlossen war als durch Untersuchungen festgestellt, und daß Sinnesorgane nur auf einer Pedizellarienform vermutet wurden (KOEHLER), die zu ihnen gehörigen Nerven aber unentdeckt geblieben waren, so werden die Resultate über die peripheren Nerven geeignet sein, eine große Lücke auszufüllen. Die Summe der Sinnesorgane, welche ich zu

beschreiben habe, ist eine große. Da nun dieselben fast sämtlich nicht in der Körperhaut sich befinden, sondern auf den Anhängen derselben liegen, vorzüglich den Pedizellarien, so war es natürlich, daß diese Anfangsorgane der Körperwand bei Echiniden wie Spatangiden genauer untersucht werden mußten. Die von mir aufgefundenen als Waffen funktionierenden Organe, die ich Globiferen benannt habe, wurden bei dieser Gelegenheit entdeckt.

Vor allem war die Frage nach dem Zusammenhang des Blutlakunensystems mit dem Wassergefäßsystem ihrer Lösung entgegenzuführen, und denke ich, daß ihre Trennung, wie sie bei Echiniden besteht, und ihre Verschmelzung, wie es bei den Spatangiden der Fall ist, nunmehr als endgültig festgestellt gelten darf, zumal schon Koehler in vielen Punkten zu den gleichen Resultaten gekommen war. Im übrigen sind sämtliche Organsysteme möglichst gleichmäßig untersucht worden, so daß ein gewisser Abschluß erreicht werden konnte. Das Material, das mir zur Untersuchung vorlag, sammelte ich teilweise selbst während eines Aufenthaltes in der zoologischen Station zu Neapel in den Sommerferien 1885, teilweise wurde es mir in vorzüglich konserviertem Zustand von Lo Bianco Salvatore, dem vielgerühmten Präparator der Station, zugeschickt. Ihm, wie der Station selbst schulde ich ganz besonderen Dank für das öftere und so schnelle Zustellen des gewünschten Materials.

Soweit es anging, beobachtete ich in Neapel am lebenden Tiere besonders die äußeren Organe, aber auch das Nervensystem, die quergestreifte Muskulatur u. s. w.

Die Konservierungsmethoden, die zur Verwendung kamen, waren die jetzt gebräuchlichen. Für die Anhangsorgane der Körperwand habe ich mit gutem Erfolge Flemming's Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch gebraucht. Sonst wurde meist Chromsäure verwendet, und zwar besonders bei jungen und kleinen Tieren. Hier konservierte und entkalkte dieselbe in wenigen Stunden den ganzen Seeigel. Die mit starkem Alkohol konservierten Seeigel wurden nachträglich entkalkt, indem kleine Stücke in 0,3prozentiger Lösung tagelang verweilen mußten, um dann etwa 12 Stunden ausgewaschen zu werden. Solche Präparate färbten sich selbst mit Hämatoxylin sehr gut. Weniger gut waren die in Salzsäure oder einem Gemisch von Chrom-Salpetersäure entkalkten Stücke. Chromsäure greift die Gewebe noch am wenigsten an. Pedizellarien wurden auch unentkalkt oder in dem Zustand, in dem sie nach

Behandlung mit Flemming's Lösung waren, geschnitten. Vor dem Färben müssen sie selbstverständlich lange und sorgfältig ausgewaschen sein.

Von Färbemitteln habe ich meist die Karminlösungen benutzt und nur bei der Untersuchung des drüsigen Organes von der Behandlung mit Anilinfarben (Saffranin, Methylgrün, Anilingrün u. s. w.) Vorteil gehabt. In den anderen Fällen sah ich das, worauf es ankam, auch nach Karminbehandlung, und so lag kein Grund vor, außer der Kontrollfärbung von Hämatoxylin noch weitere zu versuchen.

Nach der Behandlung mit absol. Alkohol wurden die Präparate mit Bergamottöl oder Xylol aufgehellt, Paraffin eingebettet und nach dem Schneiden mit Xylol entfettet und in Kanadabalsam, welchem Xylol zugesetzt war, eingebettet. Xylol ist den übrigen Flüssigkeiten, wie Terpentin, Chloroform, Nelkenöl u. s. w., vorzuziehen.

Im allgemeinen Teil dieser Arbeit bin ich auf einige phylogenetische Fragen eingegangen, ohne jedoch die Phylogenie der Echinodermen etwa im Zusammenhang darzulegen. Dies sei dem Schlußheft dieser Studien vorbehalten.

Von regulären Seeigeln standen mir zu Gebote: Sphaerechinus granularis A. Ag., Strongylocentrotus lividus Brd., Centrostephanus longispinus Pet., Arbacia pustulosa Gray, Dorocidaris papillata A. Ag., Echinus acutus Lam., Echinus melo Lam., Echinus microtuberculatus Blainv.; von irregulären: Spatangus purpureus Leske, Echinocardium mediterraneum Gray, Brissus unicolor Klein.

Spezieller Teil.

I. Abschnitt.

Die regulären Seeigel.

Zur Orientierung über die Lagerung einzelner Organsysteme im regulären Echinidenkörper diene Figur 1 auf Tafel VI. Diese Figur giebt einen Vertikalschnitt wieder, welcher durch die Mitte der Körperscheibe gelegt ist.

Die Körperwand, welche im Verhältnis zur großen und geräumigen Leibeshöhle einen geringen Durchmesser besitzt, setzt sich aus dem Hautepithel, der Cutis und dem Cölomepithel zusammen. Auf ihr sind die verschiedensten, in dieser Figur nicht eingezeichneten äußeren Körperanhänge, wie Stacheln, Füßchen, Pedizellarien u. s. w., angebracht; in ihr, und zwar in der Cutis, der Bindesubstanzschicht, werden die Skeletteile abgeschieden, die als Skelettplatten die feste Schale bilden und an bestimmten Stellen durchbohrt sind, so in den Genitalplatten, den Intergenital-(Ocellar-) Platten, im Peristomfeld durch die fünf Kiemenbäumchen und vor allem auf den fünf Paaren der Ambulacralplatten. Durch diese Poren wird eine Kommunikation hergestellt zwischen dem äußeren Medium, dem Meerwasser, und den inneren Organen (Steinkanal - Wassergefäßsystem); oder zwischen den Organen der Haut mit im Innern der Schale gelegenen Organsystemen (Füßchen-Wassergefäßsystem, Kiemen-Leibeshöhle); oder aber zwischen der Epidermis und dem Nervensystem, indem die Nervenäste die durch die Poren zu den Füßchen ziehenden Wassergefäßäste begleiten, oder aber, wie in den Intergenitalplatten, in dem Hautepithel enden (Fühler).

In der Mitte der Ventralfläche befindet sich die Mundöffnung, welche in den Schlund führt, der seinerseits umschlossen wird von dem Kauapparat (Laterne des Aristoteles). Dieser füllt auf unserer Figur (junger Echinus acutus) einen großen Teil der Leibeshöhle aus und reicht bis beinahe zur Dorsalfläche hinauf. Vom Darm-

tractus ist der Dünndarm mit dem Nebendarm, mehrmals quer durchschnitten, rechts und links von dem Kauapparat zu erkennen.

Auf der linken Seite der Figur ist der Schnitt durch ein Ambulacrum gegangen und ist der Verlauf eines ambulacralen Nervenstammes vom Fühler auf der Intergenitalplatte bis zum Schlunde zu verfolgen. Rechts und links von letzterem liegt der durchquerte Nerven- oder Gehirnring.

Da, wo der Darm den Kauapparat verläßt, liegt oben der Blutlakunenring, sowie der Wassergefäßring an, von welch' letzterem ein ambulacrales Wassergefäß (auf der linken Seite der Figur) abgeht, um außen am Kauapparat herabzulaufen und nach innen vom ambulacralen Nervenstamm bis zur Intergenitalplatte zu ziehen, wo es blind endet.

Auf der dorsalen Körperwand ist in die Leibeshöhle hervorragend ein Geschlechtsorgan *GO* in der Entstehung begriffen.

Kapitel I.

Die äußeren Anhänge der Körperwand.

Die Pedizellarien.

Die verschiedenen Pedizellarien, welche sich auf der Oberfläche eines Echinidenkörpers finden können, sind seit langer Zeit in einzelne Gruppen eingeteilt worden.

Valentin[1]) unterschied vier Arten von Pedizellarien, P. ophiocéphales, tridactyles, gemmiformes und trifoliés. Der ersten Art entsprechen die P. triphylla, der zweiten die P. tridens, der dritten die P. globifera von O. F. Müller[2]).

Die Einteilung des erst genannten Forschers empfiehlt sich auch heute noch beizubehalten und unterscheide ich demnach:

1. Pedizellariae gemmiformes, mit Kalkstiel, welcher bis zur Basis der drei kurzen, linsenförmigen, dicken Greifzangen reicht.
2. Pedizellariae tridactyli, mit Kalkstab nur bis zur Hälfte des Stieles reichend, mit drei langen, schmächtigen Greifzangen.

---

1) Valentin, Anatomie du genre Echinus, Neuchatel 1842, 4°. Livraison des Monographies des Echinodermes.

2) Müller, Zoologia Danica 1788.

3. Pedizellariae ophiocephali, seu buccales, mit Kalkstab, welcher nur einen geringen Teil des Stieles durchzieht, mit löffelförmigen, gezähnten Greifzangen.
4. Pedizellariae trifoliatae, mit Kalkstab, welcher sich in dem basalen Teil des Stieles findet, mit drei blattähnlichen kleinen Greifzangen.

Es lassen sich ohne Mühe alle bekannten Pedizellarien in eine dieser drei Gruppen einreihen. Die drei ersten Gruppen können in jeder Greifzange Drüsen besitzen.

Ein französischer Forscher, KOEHLER[1]), hat neuerdings bei Schizaster canaliferus L. Ag. und Des. Pedizellarien mit vier Zangen beschrieben, welche er P. tetradactyles bezeichnet. Es handelt sich hier wohl um eine Varietät der zweiten Art, welcher diese P. tetrad. im Habitus gleichkommen.

Die gemmiformen Pedizellarien.

Sphaerechinus granularis Ag.

PERCY SLADEN[2]) hat zuerst unsere Aufmerksamkeit auf die eigentümlich gebauten Pedizellarien dieser Art gelenkt. Den feineren Bau der von diesem Forscher aufgefundenen Drüsen hat FOETTINGER[3]) genau geschildert, ohne jedoch frisches Material zu besitzen. Ich kann seiner Schilderung in fast keinem Punkte zustimmen.

Die gemmiformen Pedizellarien sind bis einen Centimeter und darüber lang. Etwa zu halber Höhe des Stieles, welcher den dicken Kopf trägt, liegen drei Drüsen als länglich ovale, eiförmige Körper in die Augen fallend. Ich bespreche zunächst den Kopfteil mit den Zangen und hierauf die Stieldrüsen.

Untersucht man frisch eine lebende Pedizellarie, und zwar, wenn die drei Zangen nach außen auseinandergeklappt sind, so erkennt man schon bei Lupenvergrößerung, daß in jeder Zange ein großer Drüsensack liegt, welcher nach dem Ende zu sich in zwei konvergierende Äste gabelt, welche zugleich an ihrer Mündung

1) KOEHLER, Recherches sur les Echinides des cotes de Provence, in: Annales du musée d'histoire naturelle de Marseille. Zoologie, T. 1. 1883.

2) SLADEN, P., On a remarcable form of Pedicellaria etc. in: Ann. and Mag. of N. H. 5. Ser. Vol. 6. 1880. pag. 101.

3) FOETTINGER, Sur la structure des Pedicellariae globiferae de Sphaerechinus granularis et d'autres Echinides, in: Arch. de Biologie v. VAN BENEDEN, V. 2. 1881. p. 455.

die Öffnungen für das Sekret tragen. Die Trennung jedes Drüsensackes geht oft ziemlich weit bis in das Innere desselben hinein, und ein Vergleich mit den gemmiformen Pedizellarien anderer Arten wird uns lehren, daß wir hier zwei mit ihrem hinteren Teile verschmolzene Drüsensäcke vor uns haben. — Unterhalb der Mündung des Drüsensackes ragt das krumme, hakenförmig zugespitzte Ende des in jeder Klappe befindlichen Kalkgerüstes hervor.

Weiter fallen auf der Innenseite jeder Zange, da, wo sie miteinander in Verbindung stehen, weiße farblose Höcker auf, die wie mit hellen Papillen übersät erscheinen. Diese Höcker sind Sinnesorgane. Weiter unten sind dieselben näher beschrieben worden.

Figur 1 auf Tafel 2 giebt einen Längsschnitt durch eine solche Pedizellarie wieder. Sowohl die Drüsensäcke des Kopfes als auch die des Stieles sind der Länge nach durchschnitten. Mit *TH* sind die Sinnesorgane bezeichnet. Das allgemeine Körperepithel überzieht sämtliche Einzelteile der Pedizellarie und bietet nichts Bemerkenswertes. Nur da, wo die Öffnungen der Drüsensäcke sich finden, und in den Sinnesorganen ist es von besonders zu besprechender Bildung.

Die Bindesubstanz, in welcher die Drüsensäcke, die Muskulatur der drei Zangen und das knopfförmig angeschwollene Ende des Kalkstieles (*km*), sowie die Nervenzüge eingelagert sind, enthält in großer Anzahl die sichelförmigen Kalkkörper. Besonders an den Spitzen der drei Zangen sind sie zahlreich angehäuft.

Der Bau der Drüsensäcke mit ihren Zellen ist schwer zu erforschen, da dieselben ungemein hinfälliger Natur sind. Dann kommt hinzu, daß die Zellen nicht senkrecht auf der Basalmembran aufsitzen, sondern in einem Winkel gegen dieselbe gerichtet stehen, und man auf Längsschnitten immer nur einen geringen Teil der Zellen in ihrer ganzen Länge trifft. Die ungemein langen, cylinderförmigen Zellen (Fig. 3) zeigen einen basalstehenden Kern von Plasma umgeben. Der ganze übrige Zellteil wird von einem großmaschigen Netzwerk durchzogen, das bei Färbung mit Hämatoxylin und Behandlung mit chromsaurer Kalilösung [1]) deutlich zu Tage tritt. In den Maschen trifft man auf Körnchen, Sekretkügelchen, oder aber der freie Endteil der Zellen ist von einer fein granulirten Schleimmasse erfüllt, die auch das Centrum jedes Drüsensackes erfüllen kann und fast stets an den Öffnungen desselben angehäuft

1) Heidenhain, Eine neue Verwendung des Hämatoxylin, in: Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 24. 1885.

angetroffen werden kann, wie denn auch alle Objekte, die von solchen Pedizellarien ergriffen und festgehalten werden, immer von einer schleimigen Masse umhüllt werden, wie dies bereits SLADEN[1]) beobachtet hat.

Ob diese Inhaltszellen der Drüsensäcke bei der Sekretbildung zu Grunde gehen, wie FOETTINGER meint, der den Inhalt jeder Drüse aus Zellen von unregelmäßiger Gestalt kompakt angefüllt sein läßt, muß ich bezweifeln. Denn alle Präparate, welche mir derartig zu deutende Bilder zeigten, muß ich für Kunstprodukte erklären. (Alkoholbehandlung mit nachheriger Karmin- oder Anilinfärbung.)

Auf die Basalmembran folgt eine Muskulatur, die ungemein stark entwickelt erscheint. Sie besteht aus mehr als drei oder vier Lagen von Muskelfasern, welche parallel zu einander angeordnet sind und auf den einzelnen Drüsensäcken einen cirkulären Verlauf zeigen. Diese glatten Fasern zeigen den gewöhnlichen Bau. Der länglich ovale Kern liegt der Oberfläche auf.

Was die übrige Muskulatur des Kopfes dieser Pedizellarien anlangt, so sind die drei stark entwickelten Muskelbündel zu nennen, welche die drei Zangen gegen einander bewegen und an den basalen Endplatten der Kalkzangen inserieren, sowie die bis jetzt wohl noch unbekannte Muskulatur, mit Hilfe deren der Kopfteil auf dem Stiele nach jeder Seite geneigt werden kann. Diese Muskulatur besteht aus kurzen, dicken Fasern, welche mit ihren kompakten Enden an den Kalkplatten im Kopf und anderseits an der Endanschwellung des Stieles inserieren. Sie sind in einem Kreis angeordnet, wie Querschnitte durch diesen Teil der Pedizellarie lehren (Fig. 1 M. flexores).

Die Nervenzüge, welche zur Muskulatur und den Sinnesorganen ziehen, sind sämtlich in der Bindesubstanz gelagert. Im Stiel trifft man sie oft unterhalb der Basalmembran des Epithels, meist aber verlaufen sie mehr im centralen Teile derselben. Die einzelnen Nervenzüge, welche in den Kopf eintreten, sind in verschiedener Anzahl bei verschiedenen Exemplaren vorhanden. Man wird der Wahrheit nahe kommen, wenn man ihre Zahl zwischen acht und fünfzehn annimmt.

Unmittelbar nach ihrem Übertritt in den Kopfteil verzweigen sie sich in mannigfaltiger Weise. Zu dem Rosettenmuskel (M. flexo-

---

1) SLADEN, P., On a remarcable form of Pedicellaria etc. Ann. and Mag. of N. H. 5. Ser. Vol. 6. 1880. pag. 101.

res), wie ich die kreisförmig angeordneten Bündel nennen will, treten starke Züge, weiter zu den drei Zangenmuskelbündeln (M. adductores), zwischen denen man die einzelnen Fasern verfolgen kann, bis zu ihrer Verschmelzung mit den Muskelfibrillen.

Konstant trifft man aber drei große Nervenzüge an, welche zu den drei oben erwähnten auf der Innenfläche der Zangen liegenden Sinnesorganen führen. Diese drei Nervenzüge verlaufen zwischen je zwei Muskelbündeln bis zur Basis der Sinnesorgane, hier durchsetzen sie die starke Basalmembran und lösen sich auf in ein Geflecht von feinsten Fasern.

Von jedem dieser Nervenfasergeflechte geht ein starker Nervenzug nach der Spitze jeder Greifzange ab und tritt an die hier stehenden Sinneszellen heran.

Außer diesen konstant von mir beobachteten Nervenzügen sind noch kleinere Nervenzüge in der Bindesubstanz vorhanden, welche zwischen Epithel und innerer Drüsenwand liegen. Sie besitzen nur nicht die Stärke der eben beschriebenen. (Über den feineren Bau dieser Nervenzüge siehe das Kapitel über die peripheren Nerven.)

Die Sinnesorgane selbst, die als Tasthügel bezeichnet werden können, sind unten in dem Kapitel über die Sinnesorgane geschildert worden. —

Ich wende mich nun zu den drei Stieldrüsensäcken. An der lebenden Pedizellarie sieht man auf jedem derselben einen pigmentfreien Fleck, dies ist die Öffnung, welche in ihrer Lage aus Figur 1 Tafel VII zu ersehen ist (*O*).

Der Bau der drei Stieldrüsen ist vollkommen übereinstimmend mit dem der Globiferen. Auch bei den Stieldrüsen dringt bei Reizung durch die Öffnung ein feinkörniger Schleim hervor, welcher in Wasser wie Alkohol sofort gerinnt und sich mit Karmin nur gering tingiert, mit Methylgrün hingegen eine tief dunkelgrüne Färbung erhält. Auf Schnitten bot sich mir dasselbe Bild, wie bereits bei den Globiferen geschildert wurde. Die Drüsenzellen sind unregelmäßig geformte Gebilde, deren ovale Kerne von der nur geringen Zellsubstanz umgeben wird. Die Zellen, welche Grenzen zu einander nicht zeigten, sind deutlich gegen das den ganzen Innenraum des Drüsensackes ausfüllende feinkörnige Sekret abgesetzt. Auf die Basalmembran folgt eine Schicht koncentrisch verlaufender glatter Muskelfasern, welche die Ausstoßung des Sekretes nach außen besorgt. Die Bindesubstanz, in welche die Drüsen eingebettet liegen, ist nur von sehr geringer Entwicklung.

Da, wo sich die Öffnungen befinden, ist das Außenepithel durch größere, sich tiefer tingierende Zellen ersetzt, welche ringförmig um die Öffnung angeordnet sind.

Die Öffnung der Kopfdrüsen

ist weder von FOETTINGER noch von KÖHLER gefunden worden. Daß aber eine solche vorhanden sein muß, setzen beide Forscher voraus, da sie sich nicht anders das Hervordringen des Sekretes erklären können. Ich habe sowohl bei dieser Art wie bei allen Echiniden, welche gemmiforme Pedizellarien besitzen, die Mündung der Drüsen angefunden und zwar sowohl durch Schnittserien als auch bei einigen bereits an der lebenden Pedizellarie (so bei der einen Pedizellarienform von Dorocidaris, s. weiter unten).

Die Mündung der Drüsen liegt bei allen untersuchten Pedizellarien dorsalwärts von der Kalkspitze, also an einer Stelle, wo man sie sicher nicht erwarten würde, denn man sucht sie weit eher unterhalb derselben, also ventralwärts auf der Innenseite jeder Greifzange.

Um die Verschmelzung der beiden oben genannten gabelförmigen Endschläuche jeder Drüse und ihre endliche Mündung zu sehen, sind Schnitte erforderlich, deren Ebenen senkrecht stehen zur Längsachse der hakenförmig gekrümmten Kalkspitzen und diese durchqueren. Verticale Längsschnitte ergänzen die ersteren. Ein Schnitt, welcher senkrecht und quer durch das Ende einer Greifzange geführt ist, zeigt folgendes. (Fig. 4, Taf. VII.) Dorsalwärts ist das Epithel verdickt und in Wülste gelegt; unterhalb desselben sind zwei Hohlräume getroffen, welche im Inneren ein Sekret tragen und in denen ein Epithel erkennbar ist. Unterhalb derselben ist die Kalkspitze durchschnitten, welche in der Bindesubstanz liegt. Vergleicht man nun die Schnitte, welche weiter nach der Spitze zu führen, so erkennt man wie die beiden Hohlräume — die auf dem Querschnitt getroffenen beiden Endäste jeder Drüse — endlich miteinander zu einem Hohlraum verschmelzen, welcher auf beiden Seiten die Kalkspitze umgreift. Der Längsschnitt in Fig. 5, Taf. VII zeigt uns dieses Bild ergänzend den weiteren Verlauf bis zur Mündung.

---

1) FOETTINGER, a. o. O.

2) KOEHLER, Recherches sur les Échinides des côtes de Provence, Marseille 1883, pag. 24. —

Mit (*K*) ist die Kalkspitze bezeichnet, oberhalb derselben, auf der Dorsalfläche ist ein Drüsenausführgang durchschnitten (*Dr*), und seine Mündung *O* zu sehen. Die Wandung des Ausführganges wird von einer festen, stark lichtbrechenden, chitinähnlichen Substanz gebildet. Das Körperepithel ragt bis zur Mündung, kann aber öfter abgestossen sein, wie es auch an dem freien Ende der Kalkspitze der Fall ist, an welchem selten noch der dünne Epithelbelag bis zur Spitze erhalten ist. Dieselbe Art und Weise in der Verschmelzung der Endäste jeder Drüse (oder besser jedes Drüsenpaares) und schließliche Ausmündung findet sich bei den gemmiformen Pedizellarien von Echinus acutus, Doroci daris papillata, Strongylocentrotus lividus vor.

Echinuus acutus, Lam.

Die gemmiformen Pedizellarien dieser Art besitzen lange Stiele (6 mm), und zeichnet sich der Kopfteil durch seine auffallende Dicke aus. Die Länge desselben ist am Spiritusexemplar etwa 1,5 mm.

Der Bau dieser Pedizellarien ähnelt ungemein den Verhältnissen, wie ich sie bei den gleichen Gebilden von Sphaerech. granularis geschildert habe, nur fehlen bei unserer Form die drei Stieldrüsen, und es finden sich drei Kopfdrüsensäcke, welche jedoch aus ursprünglich sechs getrennten Drüsensäcken entstanden sind, wie das Verhalten ihrer Öffnungen zeigt. Jeder der drei Drüsensäcke verjüngt sich nach der Spitze der Pedizellarie zu. Etwa bis in halber Höhe teilt sich jeder Drüsensack dichotomisch in zwei sich mehr und mehr verjüngende Schläuche, welche am Ende der Pedizellarie, da wo die Kalkspitze aus der Bindesubstanz hervortritt, konvergieren und zu einem Ausführgang verschmelzen, welcher dorsalwärts verläuft und oberhalb des Stachels mündet. So wird auch hier das Sekret der Drüsen dorsalwärts von der Kalkspitze entleert. — Auf einem Längsschnitt, wie Figur 1 auf Tafel X einen solchen wiedergiebt, sieht man zunächst die eine Drüse der Länge nach halbiert, im Inneren Sekretmasse gelagert. Die zwei Schläuche und deren Verschmelzung kann nur auf Schnitten beobachtet werden, welche tangential zur Rückenfläche einer der drei Zangen der Pedizellarie geführt sind.

Auf der Innenseite jeder Zange fallen eigentümliche Organe auf, die mit TH^1 und TH^2 in der Figur 1 bezeichnet sind. Es

sind das Sinnesorgane, welche sämtlich in ihrem Bau übereinstimmen. Außerdem treten zwischen ihnen Stellen im Epithel auf, welche sich durch ihre Zellen unterscheiden und welche ebenfalls als Sinnesorgane zu deuten sind, da Nervenzüge zu ihnen herantreten.

Die Nerven, welche sich in den gemmiformen Pedizellarien dieser Art finden, sind von ungemein starker Entwicklung. Ihr Verlauf, wie sich mir derselbe unter Vergleichung einer großen Anzahl von Schnittpräparaten darstellte, ist bei den einzelnen Individuen ein übereinstimmender. In dem Stiel steigen eine Menge Nervenzüge, welche voneinander getrennt verlaufen, empor zu den Köpfchen. Da wo der Rosettenmuskel (M. flexor.) liegt, gehen Nervenfasern zu diesem ab; der größte Teil der Nervenzüge jedoch, soweit er nicht direkt zu den Drüsensäcken zieht, formiert sich zu drei starken Nervenstämmen, welche zwischen den Interstitien von je zwei der drei Zangenmuskeln (M. adduct.) emporsteigen. Hier verzweigen sie sich in mannigfacher Weise. Ihre Ganglienzellen treten miteinander in Verbindung und senden ihre Fortsätze in die Fasern der Zangenmuskeln hinein. Teilweise kann sich hier jeder Nervenstamm zu einem Netzwerk auflösen, welches bei Färbung mit neutraler Karminlösung und nachfolgender Hämatoxylinfärbung sich scharf unterscheidet von der umgebenden Bindesubstanz mit ihren Zellen und Fasern.

Im weiteren Verlauf schwindet jedoch das Netzwerk mehr und mehr, und zur halben Höhe der Muskulatur formieren die Nervenfasern wieder einen etwa 0,074 mm starken Nervenstamm, von welchem nach allen Richtungen feinste Nervenzüge oder Nervenfasern abtreten. Während nun der Nervenstamm in gerader Richtung, so daß man ihn auf einem Schnitt, wenn derselbe so günstig wie in Fig. 1, Taf. X gefallen ist, in seinem ganzen Verlaufe verfolgen und übersehen kann, bis zu dem mit TH^2 bezeichneten Sinnesorgane, das an der Basis der Kalkspitze gelagert ist, zieht, giebt er einen Nervenast ab, welcher zu dem Tasthügel TH^1 führt. Bevor dieser Nervenast in den letzteren eintritt, teilt er sich etwa in 5 Äste, welche sich kurz vor ihrem Eintritt in das Sinnesorgan gabeln.

Von dem Nervenstamme, der bis zu dem mit TH^2 (Figur 1) bezeichneten Sinnesorgane zieht, treten nach allen Seiten feine Ästchen ab, welche aus Nervenfasern zusammengesetzt sind und teils bis zur Muskulatur des Drüsensackes, teils bis zum Epithel sich verfolgen lassen. Ein stärkerer Ast wurde schon oben er-

wähnt, er versorgt das unterhalb des oberen Tasthügels liegende kleine Sinnesorgan, *Sg*. Der Verlauf der Nervenzüge, wie ich ihn geschildert habe und wie er sich in jeder Zange in genau derselben Weise wiederholt, ist zu verfolgen auf der schon mehrfach verwiesenen Figur 1 auf Tafel X. Fig. 2 giebt den Teil des Nervenstammes stärker vergrößert wieder, von welchem zu den unteren Tasthügeln TH^1 die Nervenzüge sich abzweigen. Über die Anordnung der Ganglienzellen verweise ich auf das Kapitel über die Nervenzüge überhaupt (s. unten).

Das Epithel, welches sich auf dem Kopf der Pedizellarien findet, ist auf der Rückenfläche desselben aus abgeplatteten Zellen zusammengesetzt, deren Kerne oft abgeplattet erscheinen. Auf der Innenseite der Greifzangen macht dieses Epithel Zellen Platz, welche eine Höhe von 0,02 mm besitzen und durch ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber sich auszeichnen. Von der Fläche betrachtet, zeigen sich sechseckige Polygone, deren Konturen, der Ausdruck der Zellmembranen, stark hervortreten. Ihr Zellinhalt erscheint vollkommen ungefärbt bis auf den der Wandung anliegenden abgeplatteten und dunkel tingierten Kern. Auf Schnittpräparaten erhält man Bilder, wie Figur 5 auf Tafel X ein solches wiedergiebt. Die ungefärbten Zellen sind von eiförmiger Gestalt und erinnern in ihrem Habitus an Schleimdrüsen, wie wir sie bei anderen Tieren kennen. Mit Karmin oder Hämatoxylin färbt sich in der eiförmigen Zelle nichts. Nur ein Netzwerk tritt schwach hervor, welches das ganze Lumen durchzieht und sich mit der Zellmembran in Verbindung setzt, resp. mit einer derselben anliegenden dünnen Substanzschicht. Der länglich-ovale Kern ist der Zellmembran eng angeschmiegt; die intraretikuläre Substanz erscheint vollkommen glasig, homogen, ohne jede Granulierung. Ein feiner schwer wahrnehmbarer Porus tritt bei der Flächenbetrachtung an den einzelnen Schleimdrüsen hervor.

Das Vorkommen dieser Schleimzellen, die dicht nebeneinander stehen, und die gewöhnlichen Epithelzellen vollkommen verdrängt haben, ist beschränkt auf die innere Fläche der Greifzangen, also den Teil, welcher zwischen oberen und unteren Tasthügeln liegt.

Die Tasthügel schildere ich in dem Kapitel über die Sinnesorgane und verweise an dieser Stelle auf dasselbe.

Der feinere Bau der sechs paarweise verschmolzenen Drüsensäcke ist folgender. Eine aus mehreren Schichten bestehende Muskulatur liegt der Membrana propria auf; nach innen von

dieser trifft man das Drüsenepithel, dessen Sekret teilweise das Lumen erfüllt.

Das Sekret stellt eine schleimige, körnchenlose, leicht gerinnbare Masse dar, welche sich mit Karmin wie Hämatoxylin stark färbt. Es füllt meist den mittleren Teil des Drüsenlumens auf den Präparaten an, eine Folge der Konservierung.

Die Drüsenzellen, welche den Wandbeleg bilden und das Sekret ausscheiden, sind von schwer zu bestimmender Gestalt. Diese dürfte am besten mit cylinderförmig zu bezeichnen sein. Das freie Ende der Drüsenzellen ragt durch seine kuglige Auftreibung oft weit in das Lumen hinein. Die Länge der Zellen ist im Mittel 0,065 mm. Ihr Inhalt verhält sich den Färbeflüssigkeiten gegenüber verschieden. Mit neutraler Karmin- und Hämatoxylinlösung behandelt, zeigte sich das freie Ende der Zellen dunkler tingiert als das basale. Es färbt sich in der Zelle eine Masse von verschieden großen Körnchen. Die basal gelagerten tingieren sich fast gar nicht, während die mehr der Mitte genäherten dunkler gefärbt erscheinen, im freien Ende jedoch die Körnchen verschmolzen zu sein scheinen zu einer tief-dunkel gefärbten Substanz, welche dem im Lumen der Drüse abgelagerten Sekret gleich kommt. Fig. 3 auf Tafel X veranschaulicht dieses Verhalten der Zellen. Der Zellkern von unregelmäßiger Gestalt liegt basalwärts, der Basalmembran anliegend. Zwischen den Sekretkügelchen schien ein Netzwerk vorhanden zu sein, doch kann ich nach meinen Präparaten über dasselbe keinen sicheren Aufschluß geben. Die verschiedenen Präparate durch Pedizellarien unserer Art gaben mir immer das gleiche Bild, wie ich es eben geschildert habe. Der Durchmesser einer Drüse (Alkoholpräparat) beträgt im Maximum 0,2 mm.

Die Muskulatur der Drüsensäcke besteht nicht aus einer Lage Muskelfasern, sondern einer ganzen großen Anzahl. Die Muskelfasern sind in verschiedenen Richtungen angeordnet. Ein Teil verläuft ringförmig, ein anderer zur Längsaxe der Drüse parallel, während am blind geschlossenen Ende derselben sich die Fasern kreuzen, wie Tangentialschnitte erkennen lassen.

Die tridactylen Pedizellarien.

Diese Art von Pedizellarien besitzt niemals Drüsen in den drei Zangen (Ausnahme Dorocidaris pap.), welche durch ihre Länge und Schmächtigkeit sich auszeichnen. Es sind die beweg-

lichsten und größten Formen unter allen Pedizellarien und befähigt, ungemein rasch zuzugreifen und festzuhalten. Daß ihnen dies nur möglich wird durch ihre quergestreifte Muskulatur, welche ich hier aufgefunden habe, darauf habe ich schon früher hingewiesen[1]).

Bei allen von mir untersuchten Echiniden traf ich tridaktyle Pedizellarien. Bei Centrostephanus fand ich konstant zwei Arten, wie auch bei Dorocid. papill., welche sich durch ihre Größe unterschieden. Die eine Form besitzt bei der erstgenannten Art kleinere Greifzangen und ist von schmächtigerem Baue wie die zweite. Daß sich bei den verschiedenen Gattungen diese Pedizellarien durch Gestalt und Größe unterscheiden werden, ist im voraus anzunehmen. Immerhin ist ihr Bau ein sehr übereinstimmenderer, da einfacherer als der der gemmiformen Pedizellarien, und wird es genügen, wenn ich nur bei einer Art denselben genauer schildere.

Centrostephanus longispinus Peters.

Auf Tafel VIII, Figur 3 ist ein Längsschnitt durch eine tridaktyle Pedizellarie wiedergegeben. Im Kopfteil ist zunächst die aus quergestreiften Muskelfasern bestehende Zangenmuskulatur, M. adductores, zu erwähnen (vgl. das Kapitel über die Muskulatur).

Drei Nervenstämme ziehen zu den Greifzangen, in den Interstitien der drei Adductoren-Muskeln gelagert und zu diesen Fasern abgebend. Diese Nervenstämme geben in ihrem ganzen Verlauf bis zum Ende der Zangen größere und kleinere Seitenäste ab, welche zum Innenepithel und zum Rückenepithel verlaufen und in die Zellen derselben eintreten. Ein besonderes Sinnesorgan ist niemals vorhanden. Wohl aber ist der obere Teil der Innenfläche jeder Greifzange als besonders nervös anzusehen, da hier das Epithel an Höhe zugenommen hat und zu den dasselbe zusammensetzenden Cylinderzellen die Nervenfasern treten. Sinneszellen sind jedoch auch im unteren Teil der Innenfläche vorhanden, wenn auch nur in geringer Menge. Im Leben wimpert die ganze Innenseite. Die Wimpern besitzen eine ungemeine Länge, sie sind etwa 0,02 mm lang. Wahrscheinlich finden sich auch zwischen ihnen Tastborsten vor. Die Pigmentzellen mit schwärzlichem Körncheninhalt sind reichlich vorhanden. Sie sind weit verästelt

---

1) Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Echiniden, Nr. 2, in: Sitz.-Ber. d. Jena. Gesellsch. f. Med. u. Naturw., Jahrgang 1886

und hängen die einzelnen Zellen mit ihren Fortsätzen auf weite Strecken hin untereinander zusammen. Ihre eigentliche Lage ist die Cutis, meist aber haben sie ihre Fortsätze zwischen die Epithelzellen hineingeschoben, oder aber liegen der Basis derselben an.

Von besonderem Interesse ist der Bau des Stieles. Der Kalkstab reicht nicht bis zum Kopfe hinauf, sondern hört eine geraume Strecke unterhalb desselben auf. (vgl. die Figur.) Hierdurch ist es möglich geworden, daß der Kopfteil beweglicher ist und sich nicht nur nach allen Seiten bewegen, sondern auch nach dem Stiel umbiegen kann.

Die Strecke zwischen dem knopfförmig erweiterten Ende des Kalkstabes und dem Kopfteile der Pedizellarie, wird eingenommen von einem elastischen Ligament, Gallertstiel, wie ich dies Gebilde zu nennen vorschlage. Dasselbe ist von cylindrischer Gestalt und wird allseitig umhüllt von Muskelfasern, und zwar glatten, welche an den Kalkstücken im Kopfteil der Pedizellarie inserieren, dem Ligament anliegen und bis zum Kalkstiel und selbst an diesem entlang verlaufen. Diese in einer Schicht parallel miteinander verlaufenden Fasern sind es, welche den Kopf umbiegen können, während das elastische Ligament in die vorige Lage zurückstrebt.

Das Ligament besteht aus einer feinkörnigen Masse, die sich hellrosa tingiert. Fasern sind nur wenige vorhanden und nur hier und da ist eine Zelle oder Zellkern nachweisbar. Daß man es hier mit einer besonderen Differenzierung der Bindesubstanz zu thun hat, darauf habe ich bei der ausführlichen Besprechung derselben hingewiesen. Da wo der Kalkstab beginnt, fängt auch die netzförmige Bindesubstanz mit ihren Sternzellen wieder an.

Die Bindesubstanz, welche sich zwischen den Muskeln, welche dem Ligament und dem Körperepithel aufliegen, findet, zeigt sich gleichfalls, wie die Untersuchung der frischen Pedizellarie lehrt, von flüssiger Beschaffenheit. Fasern mit Stern- oder Spindelzellen sind kaum vorhanden, wohl aber Wanderzellen in großer Menge, welche in Bewegung begriffen sind. Diese erfolgt durch Ausstreckung und Einziehung kleinster Pseudopodien nach Amöbenart. Durch Übergießen mit $^1/_2$ $^0/_0$ Osmiumsäure und nachheriger Färbung mit Pikrokarmin gelang es mir, die verschiedensten Bewegungszustände, in welchen sich die Zellen im Momente der Fixirung befanden, zu erhalten.

Dorocidaris papillata.

Es finden sich zwei Formen von tridactylen Pedizellarien vor, die eine mit langen, stiletförmigen Greifzangen und eine zweite mit gedrungenen Armen. Beide Arten sind von KÖHLER [1]) beschrieben und ihre Kalkgebilde abgebildet worden. Der letzteren Art kommen Drüsenschläuche in ihren Greifzangen zu, welche einen eigentümlichen schlauchförmigen Bau zeigen. Sie sind von KÖHLER [1]) übersehen worden. Das Kalkskelett dieser Greifzangen hat dieser Forscher naturgetreu abgebildet, ich beschränke mich daher nur auf folgende kurze Bemerkungen. Die Kalkplatten, welche in jeder Greifzange liegen, sind von löffelförmiger Gestalt. Am Rande der Innenseite stehen kleine, feine Kalkzähne, wie Figur 7 Taf. VII zeigt. Weiter ist auf der Innenseite ein Querbalken zu finden, welcher aus Kalk besteht. Zwischen diesem Querstab und der Innenseite der Kalkplatte liegen eigentümliche Drüsenschläuche von einer Gestalt, die vollkommen abweicht von den ähnlichen Gebilden der gemmiformen Pedizellarien. Figur 6 auf Tafel VII zeigt die Drüsenschläuche bei schwacher Vergrößerung. Einzelne kurze Schläuche hängen traubenartig zusammen und münden in einen langen Ausführgang, welcher oberhalb des ersten längeren Kalkzahnes an der Spitze mündet, wie die Seitenansicht Figur 8 Taf. VII lehrt. Die Drüsenschläuche liegen ebenso wie das Kalkskelett jeder Greifzange in der Bindesubstanzschicht. Außen wird diese von dem allgemeinen Körperepithel überzogen, welches auf der Innenfläche der einzelnen Zangen aus langen Zellen besteht, welche lange und starke Wimpern besitzen (Fig. 8 Taf. VII). Das Epithel der Drüsenschläuche besteht aus fein granulierten, abgeplatteten Zellen, welche ihr Sekret in das enge Lumen jedes Schlauches abgeben.

Diese eigentümliche Pedizellarienform, die ich den tridactylen als Unterart zuzähle, findet man vorzüglich auf der Mundhaut vor, da wo die zehn Mundfüßchen ihren Sitz haben.

Die buccalen Pedizellarien.

(Sphaerechinus granularis.)

(Fig. 7 u. 8 auf Tafel VIII.)

Diese Gruppe bietet mit den Trifoliaten den einfachsten Bau. Weder Drüsen noch besondere Sinnesorgane finden sich vor. Der

1) A. o. O.

Verlauf der Nervenstämme ist derselbe, wie ich ihn bei den übrigen Pedizellarien geschildert habe. Drei Nervenstämme verlaufen am Kopfteil und ziehen zu dem Epithel der Innenseite jeder Greifzange (vergl. Fig. 7 auf Taf. VIII). Das Epithel ist bedeutend verdickt und wimpert. Zwischen den Epithelzellen sind Sinneszellen vorhanden, wie feine Schnitte und Zerzupfungspräparate erkennen lassen. Etwa im Centrum jeder Greifzange tritt der Nervenstamm an das Epithel. Seine Fibrillen lassen sich im Epithel auf weite Strecken verfolgen. Fig. 8 auf Taf. VIII zeigt einen Teil des Epithels der Innenfläche vergrößert mit dem hinzutretenden Nervenstamm, der hier endet.

Die M. adductores sind kräftig entwickelt. Unterhalb derselben liegen die M. extensores, welche die Greifzangen auseinanderbiegen. Der Kalkstab reicht nur bis zu geringer Höhe im Stiel der Pedizellarie, so daß es zur Bildung eines kräftigen elastischen Ligamentes kommt, welches von parallel mit der Stielaxe verlaufenden Muskelfasern belegt ist, den M. flexores, die an Kalkstücken im Kopfe einerseits und am Kalkstabende andererseits inserieren. — Die Länge dieser Mundpedizellarien beträgt ungefähr 2 mm, die ihres Kopfes 0,5 mm.

Die trifoliaten Pedizellarien.

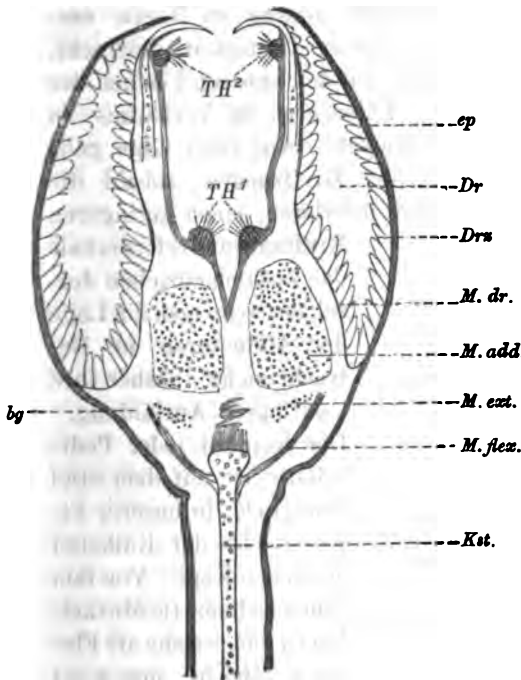
(Echinus microtuberculatus.)

Die kleinsten Pedizellarien, welche sich auf der Oberfläche des Körpers vorfinden, gehören zu dieser Gruppe. Die Länge des Köpfchens beträgt nur 0,1 mm, die Breite 0,07 mm. (Bei Echin. acutus beträgt die Breite der zusammengeklappten Zangen 0,16 mm, Länge des Köpfchens 0,23 mm.) Die Stiellänge beträgt 1,4 mm. Der Kalkstab nimmt kaum die Hälfte des Stieles ein, er ist nur 0,5 mm lang. Ein stark ausgebildetes elastisches Ligament reicht von seinem Ende an bis zum Kopf. Seiner Oberfläche lagern in gleicher Weise Muskelfasern auf, wie bei den übrigen Gruppen geschildert wurde. Auch diese inserieren am knopfförmigen Ende des Kalkstabes im Stiel und andererseits im Kalkskelett des Kopfes. Im lebenden Zustand schwingen und schlagen sie lebhaft hin und her. Dabei ist die soeben beschriebene Längsmuskulatur in Thätigkeit. Je nach der Kontraktion der einen oder anderen Fasern biegt sich das Köpfchen mit dem das Ligament enthaltenden Stielteil, während als Antagonist das Ligament wirkt, welches

vermöge seiner Elasticität immer in die vorige möglichst ausgedehnte Stellung zurückstrebt. Die Muskulatur ist der Kleinheit der drei blattförmigen Zangen angemessen und setzt sich aus glatten Muskelzellen zusammen. Die innere Fläche der Greifzangen ist stark bewimpert. Das Epithel ist verdickt, und lassen sich, wie in anderen Pedizellarien, drei Nervenzüge verfolgen, welche zu diesem Epithel hinzutreten. Besondere Sinnesorgane konnte ich weder bei dieser Art, noch bei Centrosteph. longisp. beobachten.

Der Mechanismus bei der Bewegung der Greifzangen der Pedizellarien.

Soviel mir bekannt ist, hat man bisher immer nur auf die drei M. adductores bei der Bewegung der Greifzangen Rücksicht genommen. Sobald sich diese drei Muskelbündel, welche auf der Innenfläche der Greifzangen sich anheften, kontrahieren, klappen die drei Zangen aneinander. Wie geschieht aber ihr ebenso schnelles Auseinandergehen? Daß dieses nur durch eine Muskulatur, welche als Antagonist der Adductoren wirkt, zu erklären sein wird, nicht aber etwa blos durch Elasticitätsverhältnisse, scheint mir von vornherein das Wahrscheinlichste zu sein. Da das Verhältnis der Muskeln zu einander bei den verschiedenen Gruppen der Pedizellarien dasselbe ist, so habe ich eine der höchststehenden gemmiformen Pedizellarien,

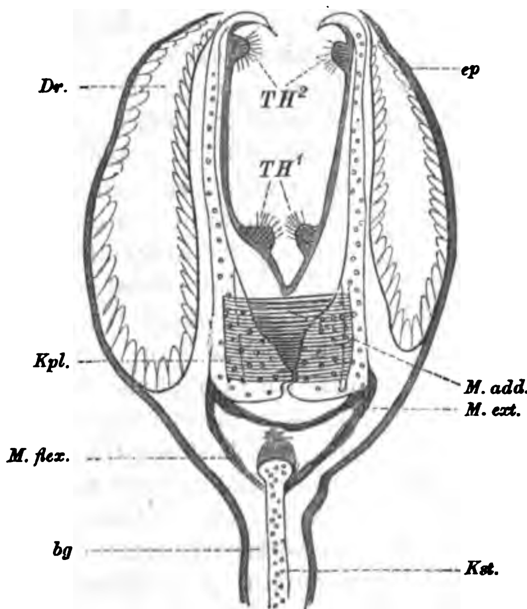


Längsschnitt durch eine Pedizell. gemmiformis von Echinus acutus. Vergr. 50. *ep* Körperepithel; *bg* Bindesubstanz; *Dr* Drüsensack; *Drz* Drüsenzellen; *TH*¹ und *TH*² Tasthügel; *Kst* Kalkstab; *M. dr.* Muskulatur der Drüsenwand; *M. add.* Adductoren; *M. ext.* Extensoren; *M. flex.* Flexoren, Beuger des Kopfes.

die von Echinus acutus, zur Erläuterung gewählt. Das Bild ist bei fünfzigfacher Vergrößerung mit der Camera gezeichnet, sonst aber schematisch gehalten. Die Kalkstücke sind nicht mit eingetragen.

Außer den großen Adductoren ist noch folgende Muskulatur vorhanden. Einmal sind auf dem Holzschnitt der Quere nach getroffen Muskelbündel (M. extensores), welche an denselben Kalkstücken inserieren wie die Adductoren, aber nicht auf der inneren Fläche derselben, sondern auf der äußeren und der Basis der Kalkplatten mehr genähert.

Ist der Längsschnitt durch die Pedizellarie so gefallen, daß der eine der Adductorenmuskel der Länge nach getroffen ist, so hat man auch die Extensoren in ihrem ganzen Verlauf. Ein solches Bild giebt der zweite Holzschnitt wieder. Zwei der Kalkplatten habe ich, so gut es gehen wollte, eingetragen und sind die Adductoren (*M. add.)*, welche auf der inneren Fläche der Kalkplatten inserieren, und zweitens die Extensoren, welche im Bogen verlaufen und schlaff sind, sobald sie nicht in Thätigkeit, gestreckt, sobald sie kontrahiert sind. Sie greifen auf den äußeren Flächen der beiden Platten an. Immer sind die Extensoren im Verhältnis zu den Adductorenbündeln schwach entwickelt. Aus ihrer Lage geht aber hervor, daß das Ausstrecken der Greifzangen, sobald die Muskeln in der angegebenen Weise sich inserieren, einen geringeren Kraftaufwand erfordert als das Zusammenziehen derselben, wenn man die Lage der Adductoren in Betracht zieht. Daher ihre geringere Ausbildung.



Der Kopfteil jeder Pedizellarie ist auf dem Stiel beweglich. In unserer Figur reicht der Kalkstiel bis in den Kopf. Von ihm gehen radienartig Muskelfasern aus, welche als Flexoren wirken, den Kopf nach allen Seiten beugen können. Sie inserieren ebenfalls an den Kalkplatten im Kopf, die auf den Figuren nicht mit eingezeichnet sind.

Endet der Kalkstiel nicht im Kopf, sondern vor demselben in einiger Länge, so verlaufen die Flexoren am Ligament entlang bis zum knopfförmig angeschwollenen Anfangsteil des Stieles.

Die Funktion der Pedizellarien.

Über die Funktionen der einzelnen Pedizellarien hat man bis heute gestritten, ohne eine Einigung zu erreichen, weil das Vorhandensein von Sinnesorganen, Drüsen, überhaupt der feinere Bau fast unbekannt war und nur immer die Kalkstücke beschrieben wurden. (Eine Ausnahme hiervon machen nur SLADEN und FOETTINGER, die Drüsen bei Sph. gr. auffanden und beschrieben.)

Zunächst werden die Pedizellarien, mögen sie nun welche Form auch immer haben, als Tastorgane funktionieren, dafür sprechen die zahlreichen Nervenendigungen im Kopfteil, wie im Stiel derselben.

Die kleinsten Formen, wie die Pedizellariae trifoliatae, säubern unzweifelhaft die Schale von kleinsten Sandpartikelchen, Protozoen, überhaupt allen Fremdkörpern, mögen diese nun direkt auf der Oberfläche der Schale oder auf den Stacheln sich befinden. Ihnen wird also die Funktion zukommen, welche A. AGASSIZ für alle Formen von Pedizellarien in Anspruch genommen hat.

Die größeren Arten, wie die tridactylen Pedizellarien, dienen nur in seltenen Fällen hierzu, in erster Reihe sind sie dazu da, lebende größere Körper, wie Würmer etc., abzuhalten, also wirken sie als Waffen, weiter aber — wie ich in Hinsicht auf die nur bei ihnen vorgefundene quergestreifte Muskulatur schließe — dienen sie zum Festhalten an Fremdkörpern bei der Bewegung, wie schon ROMANES und EWART festgestellt haben.

Die gemmiformen Pedizellarien haben die gleiche Funktion, es unterstützt sie beim Greifen das Sekret der Drüsensäcke in den Greifzangen, wie Experimente lehren. Bei Echinus microtuberculatus stehen die drüsentragenden Pedizellarien meist auf der Rückenfläche und dienen, wie ich mich an vielen im Aquarium gehaltenen Tieren überzeugen konnte, dazu, Tangblätter etc. festzuhalten, mit denen sich der Seeigel in Ruhelage wie in Bewegung begriffen maskiert. Hierbei ist ihnen das schleimige Sekret ihrer Drüsenpedizellarien von größtem Nutzen.

Die Globiferen.

Centrostephanus longispinus Pet.

Über der ganzen Körperoberfläche dieses prächtigen Seeigels zerstreut sitzen, mit bloßem Auge als weiße, erhabene Punkte kenntlich, Gebilde, welche jeglicher Greifzangen entbehren. Von einem Stiel wird ein kugliger Körper getragen, welcher sammt dem Stiel in schwingende, pendelnde Bewegungen geraten kann.

Außer diesen weißen Gebilden, den Globiferen, fallen violett gezeichnete, ebenfalls auf Stielen sitzende Körper sofort in die Augen. Auch diese sind von kugliger Gestalt, auf ihrer Spitze sitzt aber eine dreigliedrige Greifzange, in welcher das Pigment angehäuft sich befindet. Diese bunt gefärbten Körper sind äußerst beweglich, besonders diejenigen, welche sich durch längere Stiele hervorheben.

Unter den Globiferen kann man zweierlei Formen leicht unterscheiden. Die eine zeichnet sich durch ihren gedrungenen Bau aus, besonders durch den äußerst kurzen Stiel (Fig. 1 Tafel IX), während die andere Art von schmächtigerer Gestalt ist und einen längeren Stiel besitzt (Fig. 3). Von oben gesehen, zeigt sich am Kopfteil jeder Globifere äußerlich eine Dreiteilung. Drei Kugeln sind eng aneinander gerückt und mit ihren Berührungsstellen verschmolzen. In jeder dieser drei Kugeln, welche übrigens, wie eine Betrachtung von der Seite zeigt, sich besser mit eiförmigen Gebilden, deren Längsaxe parallel läuft der des Stieles, vergleichen lassen, liegt eine Drüse von gleicher Gestalt, welche nach außen durch einen Porus mündet. Der Drüseninhalt erscheint von gelblicher Färbung.

Im Centrum des Stieles verläuft ein Kalkstab, welcher sich zwischen den drei Drüsen centralwärts gelagert fortsetzt und meist mit einem kuglig aufgetriebenen Ende (Fig. 3) abschließt. Über letzterem erhebt sich die Haut, eine kleine Kuppel bildend.

Der feinere Bau der Globiferen. Das allgemeine Körperepithel überzieht den Stiel sowohl wie den Kopfteil in Gestalt von kubischen Zellen (Fig. 10). Zwischen den Lücken derselben, sie auseinanderdrängend, lagern Pigmentzellen oft in ungemein großer Anzahl. Diese Zellen sind von gelber Färbung und zeigen ein prächtiges Bild mit ihren oft weit und untereinander mannigfach verzweigten Ausläufern. Hier und da trifft man auch auf Pigmentzellen, welche ihre Fortsätze vollkommen eingezogen

haben (vergl. die Figuren 7, 8, Tafel IX, *fpz* = gelbe Pigmentzellen zu Fig. 2).

An der lebenden Globifere kann man über den Bau der Drüse selbst sich bereits orientieren. Preßt man ein frisch vom Tiere entferntes Organ, so sieht man, daß das Innere jeder eiförmigen Drüse von langen, cylindrischen, pallisadenförmigen Zellen eingenommen wird, welche im Centrum nur einen geringen Raum freilassen. Diese Zellen haben eine Länge von etwa 0,13 mm oder darüber, während ihr Breitendurchmesser 0,005 mm beträgt. (Der Längsdurchmesser einer Drüse beträgt 0,45 mm im Mittel, der Durchmesser durch den Kopf einer Globifere der ersteren Art 0,45 mm.)

Übt man einen starken Druck auf das Deckglas aus, so kann man die Zellen plötzlich zu den Öffnungen der Drüsen heraustreten sehen. Färbt man diese so gewaltsam hervorgepreßten Zellen, so findet man niemals einen Kern in denselben, auch nicht an ihrer Basis. Die Zelle ist oberhalb des Kernes abgerissen worden, während letzterer, von Plasma umhüllt, im Innern der Drüse der Wandung aufliegend zurückgeblieben ist. Der Zellinhalt besteht aus glänzenden Körnchen.

Zur genauen Erforschung der Drüse genügt ihre Betrachtung im frischen Zustande nicht. Schnitte durch mit Alkohol oder Flemming'schem Gemisch hergestellte Präparate und nachherige Färbung zeigen folgendes. Ein Querschnitt durch den Drüsenteil einer Globifere ist in Fig. 12 abgebildet. Zwei der Drüsen sind auf dem Schnitt getroffen. Die Cylinderzellen der Drüsen nehmen bei Hämatoxylinfärbung einen tiefblauen Ton an, bei Karmintinktion färben sie sich hellrot, während der um den basal gelagerten Kern sich findende Zellteil durch eine dunklere Nuance hervortritt. Methylgrün färbt die Zellen sehr stark, während die Bindesubstanz und Epithel diesen Farbstoff nicht aufnehmen.

In Fig. 13 ist ein Teil der Drüsenwandung stärker vergrößert wiedergegeben.

Der körnige Inhalt der einzelnen Zellen nimmt den bei weitem größten Teil der Zelle ein. Nur an der Basis, den Zellkern umhüllend, findet sich eine Masse durch dunklere Färbung hervortretend. Das ist das Plasma der Zelle. Von hier aus scheint sich ein feines Netzwerk durch den übrigen Teil der Zelle zu verbreiten, wie Hämatoxylinfärbung zeigt. In den Maschen dieses Netzwerkes sind die hellen, glänzenden Körner oder Tröpfchen angesammelt.

Isolierte Zellen (Ranvier's Drittelalkohol) zeigen dasselbe Bild.

Basalwärts haftet ihnen der Zellkern, von nur wenig Plasma umgeben, an (Fig. 14). Eine Membran läßt sich an diesen Zellen nicht finden. Der Zellinhalt ist an der freien Basis ebenso scharf nach außen abgegrenzt als an der Mantelfläche der Zelle. Frische isolierte Zellen zeigen dieses Verhalten. Bei den auf Schnitten untersuchten Zellen, mochten sie nun von direkt mit Alkohol erhärteten Präparaten oder von vorher mit Pikrinsäure oder dem Flemming'schen Gemisch getöteten herstammen, zeigte die freie Basis der Zellen Quellungserscheinungen.

Außer dem geschilderten Bild der Drüse mit Cylinderzellen trifft man auf Drüsen, welche ein anderes Bild zeigen, indem bei ihnen die Drüse erfüllt ist von einer schleimartigen Masse, welche in Alkohol oder Wasser sofort gerinnt.

Dann besteht der Drüseninhalt aus dieser schleimartigen Masse und zweitens aus einem Wandbeleg von Zellen, welche von wenig Plasma umhüllt werden. Die Zellen zeigen keinerlei Grenzen untereinander (Fig. 15). Ihre Kerne sind von ziemlicher Größe und zeigen in ihrem hellen Inhalt meist einige deutlich umschriebene Kernkörperchen. Kleinere Zellkerne finden sich zwischen ihnen zerstreut vor. Ein Zusammenhang mit diesem Wandbeleg von Zellen und der central gelagerten Schleimmasse ist entweder nicht mehr zu erkennen oder aber beschränkt sich nur auf wenige Zellen, wo feine Stränge zwischen Zellen und Schleim noch erhalten sind.

Vergleicht man das soeben geschilderte Verhalten mit dem oben Geschilderten, so ergiebt sich ohne Zwang folgendes. In dem einen Zustand haben wir die Drüse vor uns, deren Zellen als schleimbildende noch erhalten sind, aber dann während der Absonderung zum größten Teile bis auf den protoplasmatischen Rest mit Kern zu Grunde gehen. So ist der zweite Zustand der Drüse entstanden. Das Sekret, welches in den Drüsen entsteht, ist eine das Lumen derselben ganz ausfüllende körnige Masse, aus kleinen Tröpfchen bestehend, die stark lichtbrechend sind, und färbt sich mit Anilingrün oder Essigkarmin ziemlich stark.

Von den als Wandbeleg zurückbleibenden Zellresten, die sich jedenfalls durch Teilung vermehren, geht wahrscheinlich von neuem die Absonderung vor sich, nachdem die Zellen ausgewachsen sind. Darüber stehen mir keine Beobachtungen zu Gebote.

Unterhalb der Drüsenzellen findet sich eine äußerst dünne Membrana propria und nach außen von derselben eine Muskelschicht. Die Muskelfasern verlaufen zu einander streng parallel,

eine neben der anderen gelagert in einer Schicht, und zwar concentrisch zur Öffnung jeder Drüse. Isolierte Fasern zeigen folgenden Bau. Eine feine Längsstreifung tritt nach Osmiumbehandlung an den runden, glatten Fasern auf, während eine Querstreifung niemals vorhanden ist. Jede Drüse, umhüllt von der Muskelschicht, liegt in der Bindesubstanz der Globifere eingelagert. Diese bildet die Hauptmasse des Stieles, und ist es in dessen Centrum zur Bildung eines Kalkstabes gekommen. Die Bindesubstanzschicht besteht aus Zellen und Fasern, welch letztere im Stiel einen parallelen Verlauf zur Längsaxe desselben nehmen. Sie sind in großer Menge und verschiedener Stärke in der nur gering entwickelten Grundsubstanz vorhanden. Wanderzellen findet man oft dicht gedrängt zwischen den Drüsen stehend vor.

Sphaerechinus granularis.

Leichter als bei irgend einer anderen Art sind die Globiferen bei dieser Form aufzufinden. Es sind auf einem etwa 1 mm langen Stiele aufsitzende, mit einem kugligen Kopfe versehene Gebilde, welche zwischen den gemmiformen Pedizellarien und Stacheln sitzen. Ihre Bewegung beschränkt sich auf ein Neigen nach der einen oder anderen Seite.

Fig. 5 zeigt eine Globifere mit ihrem aus drei Kugeln bestehenden Kopfe. Aus der einen Öffnung dringt die Inhaltsmasse, das schleimige Sekret, hervor. Die Farbe unserer Organe ist tief violett, wie die des ganzen Seeigels. Von Pigmentzellen, welche im Epithel gelagert liegen, rührt diese Farbe her. Die drei Öffnungen treten als helle Punkte auf der Oberfläche hervor.

Im Stiel findet sich der Kalkstab, welcher mit seinem Ende zwischen die Drüsen hineinragt. Weiter sind halbmondförmige Kalkgebilde zu erwähnen, die in großer Menge in der Bindesubstanz zwischen den drei Drüsen liegen (siehe Fig. 11 auf Tafel IX).

Die Drüsen bilden drei Säcke, welche untereinander ohne jede Kommunikation sind und durch je eine Öffnung ihr Sekret nach außen entleeren.

Besonders stark ist die Muskulatur entwickelt, welche einen ringförmigen Verlauf besitzt und durch Kontraktion imstande ist, diesen Schleim durch die Öffnung nach außen zu entleeren. Die glatten Muskelfasern besitzen bei mäßiger Kontraktion einen Durchmesser von etwa 0,003 mm.

Zerquetscht man den Kopf einer frischen lebenden, soeben von der Körperwand abgeschnittenen Globifere, so kann man die Lagerung der drei Drüsen zu einander am besten erkennen (Fig. 6).

Die Epithelschicht, welche die Globiferen, Kopf wie Stiel, überzieht, stimmt überein mit dem allgemeinen Körperepithel.

Auf das Körperepithel folgt die Bindesubstanzschicht mit ihren verschiedenen Elementen und sichelförmigen Kalkgebilden, und auf diese die Muskelschicht, welche jede Drüse umhüllt. Nach innen von letzterer gelagert folgt eine Membrana propria und hierauf die Drüsenzellen.

Ein Schnitt durch eine der drei Drüsen lehrt uns, daß dieselben meist prall angefüllt sind von einer durchsichtigen Flüssigkeit, in welcher helle kuglige Tröpfchen schwimmen, die durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen auffallen. Die ganze Sekretmasse färbt sich in neutralem Essigkarmin, während sie in Boraxkarmin fast farblos bleibt. Methylgrün wie Anilingrün bringen eine tiefgrüne Färbung hervor. Mit Osmium behandelt, bräunt sich der Drüseninhalt (vergl. Fig. 16 Taf. IX).

Außer der das Lumen jedes Drüsenballens ausfüllenden Sekretmasse sind der Membran aufsitzend Zellen mit ovalen Kernen vorhanden, die gegeneinander keine Abgrenzung zeigen. Das Plasma der Zellen hebt sich bei geeigneter Färbung scharf ab von der Inhaltsmasse. Es erscheint fein granuliert.

Immer fand ich nur eine Lage von Zellen an, wie es Fig. 18 bei mäßiger Vergrößerung zeigt. Fig. 17 giebt die Zellen stärker vergrößert wieder. Daß von diesen Zellen die Sekretbildung erfolgen muß, ist wohl selbstverständlich, es fragt sich nur, auf welche Weise. Die Bilder, welche ich auf Schnitten durch Drüsen erhalten habe, zeigen immer dasselbe. Nur die Menge des Sekretes war eine wechselnde. Drüsen, welche vollkommen entleert gewesen wären, habe ich überhaupt niemals angetroffen.

Es liegt nahe, eine gleiche Entstehungsweise für das Sekret anzunehmen, wie ich bei Centrostephanus geschildert habe. Dann ist mir immer nur das eine Stadium zur Beobachtung gekommen, in welchem der größte Teil der Cylinderzellen sich bei der Abscheidung beteiligt und nach derselben nur noch ein basaler Rest der Drüsenzelle übrig geblieben ist, welcher den Zellkern einschließt.

Die Globiferen[1]) und die Pedizellarien.

Daß es sich bei den Globiferen um eigentümliche Organe handelt und nicht etwa um zufällig entstandene Mißbildungen, ist kurz nach meiner vorläufigen Mitteilung durch meine Angaben bestätigende Beobachtungen erwiesen worden. Daß sie trotz ihrer Größe, die mehrere Millimeter beträgt, bis jetzt übersehen worden sind, mag wohl daran gelegen haben, daß sie bei oberflächlicher Betrachtung für Pedizellarien gehalten worden sind.

In der That werden wir auch die Globiferen aus Pedizellarien hervorgegangen zu denken haben in ähnlicher Weise, wie wir die Sphäridien als modifizierte Stacheln ansehen.

Es finden sich nämlich bei Centrostephanus longispinus neben den echten Globiferen solche vor, bei denen oberhalb der Drüsensäcke eine winzige dreiklappige Greifzange sitzt. Es können diese Gebilde als Pedizellarien bezeichnet werden, welche an ihrem Stiel drei kuglige Drüsensäcke tragen, die in gleicher Höhe rings um denselben angeordnet sind. Auf Tafel IX sind in Figur 2 und 4 solche Pedizellarien abgebildet. Die eine besitzt schmächtigere Drüsen an ihrem langen Stiel, die andere einen kurzen, gedrungenen Stiel mit dicken Drüsensäcken.

Denken wir uns nun die kleine Greifzange nicht zur Entwickelung gekommen, so haben wir die Globiferen vor uns, wie ich sie bei Centrostephanus longispinus und Sphaerechinus granularis gefunden habe.

Was die kleinen dreizangigen Pedizellarien anlangt, so sind sie mit Sinnesorganen sehr reich ausgestattet. Auf der Innenseite jeder Greifzange liegt an der Spitze ein Tastkissen und ebenso an der Basis ein solches von ähnlichem Bau, wie ich sie bei den gemmiformen Pedizellarien beschrieben habe. Die Nervenzüge lassen sich leicht bis zu ihrem Eintritt in das verdickte Epithel der Tastorgane verfolgen.

---

1) Ich finde keinen Grund, den Namen Globiferen, welchen ich diesen Organen zugelegt habe (Vorl. Mittlgn. z. Morph. d. Echiniden in: Sitzsber. d. Jen. Ges. f. Med. u. Nat. Jahrgang 1886) mit einem anderen zu vertauschen, da für die Pedizellarien mit Drüsensäcken in den Greifzangen jetzt allgemein die Bezeichnung: Pedicellariae gemmiformes in Anwendung ist.

Die Stacheln.

Dorocidaris papillata.

Mit Ausnahme der großen dicken Stacheln, welche sich auf der Schale von Dorocidaris vorfinden, besitzen alle Stacheln eine Einrichtung, welche ich sonst bei keinem anderen Seeigel gefunden habe. Am lebenden Tiere bietet der basale Teil der Stacheln ein flaumartiges Aussehen, welches von einer Unmasse von großen Drüsenzellen herrührt. Löst man einen Stachel von der Haut los, so sieht man, wie sein basaler Teil nach der einen Seite besonders angeschwollen ist, und wie diese Anschwellung nach der Spitze zu nach und nach verstreicht. Der lebende Stachel zeigt hier kreisrunde, helle, farblose, zarte Gebilde, welche die von der Fläche betrachteten Drüsenzellen sind. Sie stehen dicht gedrängt, und sieht es aus, als ob das Epithel sich lediglich aus deren Elementen zusammensetze.

Die Oberfläche des Stachels ist mit Wimpern bedeckt bis zu seinem Ende. Hier fand ich feine Haare, Tasthaare, wie ich nicht anstehe diese Gebilde zu nennen, welche keiner Bewegung fähig sind, sondern sich unbeweglich starr verhielten.

Fertigt man einen Längsschnitt durch einen vorher entkalkten Stachel an, so erkennt man, daß die Anschwellung bedingt wird von einer Verdickung der Bindesubstanz, die hügelartig hervorgewölbt ist, und daß sie zweitens von einer Verdickung des Epithels herrührt.

Das Epithel setzt sich zusammen aus Drüsenzellen und gewöhnlichen Epithelzellen, deren basale Fortsätze ein verschiedenes Verhalten zeigen.

Die Gestalt der Drüsenzellen ist schon an losgelösten Epithelstücken von einem lebenden Stachel zu erkennen. Die Zellen sind schlauchförmig, von einer Membran umgeben. Ihr Zellleib ist erfüllt von einer körnigen, stark lichtbrechenden Masse (Figur 5 auf Tafel XI). Eine große Menge von Flimmerhaaren erhebt sich auf dem freien Ende derselben. Diese Flimmerhaare stehen auf einer Cuticula, die am lebenden Stachel leicht zu erkennen ist.

Der Inhalt der Zellen nimmt Farbstoffe ungemein stark auf. Mit saurer Hämatoxylinlösung färben sie sich tiefblau, das Gleiche gilt von Karminlösungen. An entleerten körnchenfreien Zellen läßt sich ein feinmaschiges Netzwerk unterscheiden und tritt auch da im basalen Teile des Zellleibes liegende Kern zu Tage (vergl.

Fig. 8 *dr.*, Tafel XI). Auf den Schnitten durch Stacheln fand ich die Drüsenzellen meist weit über die Epitheloberfläche hervorragend, während im Leben das nicht so stark hervortrat. Teilweis entleerte Zellen zeigten ihren basalen Teil zusammengeschrumpft, so daß dieser dann gleichsam als Stiel des gefüllten Zellleibes sich präsentierte.

Zwischen den Drüsenzellen, deren Durchmesser etwa 0,0 . . mm beträgt, liegen die gewöhnlichen Epithelzellen, welche von einer den Drüsenzellen entsprechenden Länge sind. Es sind feine fadenförmige Gebilde mit einem ovalen Kerne. Der periphere Fortsatz setzt sich fort in eine Geißel, während der basale sich meist als Stützfaser zu verhalten schien, in anderen Fällen jedoch von feinster Gestalt war, sich mehrfach verästelte und mit Nervenfasern, welche zum Epithel herantreten, in Verbindung zu treten schien. Figur 7 auf Tafel XI zeigt Epithelzellen in Flemming's Gemisch konserviert und in Drittelalkohol maceriert. Die basalen Fortsätze lassen sich bei Färbung mit Pikrokarmin oder neutraler Karminlösung weit verfolgen, so daß ihre direkte Fortsetzung in Nervenfasern nicht zu bezweifeln ist.

In jedem Stachel lassen sich Nervenzüge nachweisen. Diese entspringen, wie ich an jungen in toto geschnittenen Seeigeln von 5 mm und darüber gefunden habe, von dem zunächst gelegenen Ambulacralnervenstamm. Es lassen sich mehrere Nervenzüge in einen Stacheln eintretend verfolgen. Sie bestehen aus wenigen Nervenfasern (vergl. Figur 8, Tafel XI), welche unterhalb der Epithelzellen, ihrer Basalmembran meist dicht angeschmiegt, also in der Bindesubstanzschicht, verlaufen und feinste Verzweigungen zum Epithel abgeben.

Über die allgemeine Gestalt und das Vorkommen der Drüsenzellen auf den Stacheln ist folgendes zu bemerken. Bei den längeren, spitz zulaufenden Stacheln ist nur der basale Teil mit Drüsenzellen bedeckt, und etwa in halber Höhe des Stachels trifft man nur wenige zertreut an. Diejenigen Stacheln, welche einen gedrungenen Bau haben, sind oft in ihrer ganzen Ausdehnung von Drüsen besetzt, und nur die Spitze erscheint frei von ihnen (siehe Figur 4 auf Tafel XI). Auf den längeren schmächtigen Stacheln ist das Wimperepithel in langen parallelen Reihen angeordnet, wie es auch sonst bei den gewöhnlichen Formen der Stacheln die Regel ist.

Sphaerechinus granularis.

Jeder Stachel ist bekanntlich vermittels der Gelenkpfanne auf der Stachelwarze der Schale eingerenkt. Hier am Gelenk unterscheidet man verschiedene Schichten [1]), die bereits bei Lupenvergrößerung hervortreten: das Epithel, unter welchem Pigmentzellen vorkommen, darunter ein Kranz aus Fasern zusammengesetzter Muskeln (Musculi motores aculei), welche vom Umfang der Stachelwarze zum äußeren Rande der Gelenkpfanne gehen; endlich die Gelenkkapsel, zwischen den umfänglichen Teilen von Warze und Pfanne so gelegen, daß die Mitte beider frei bleibt. Diese Anlenkungsweise gestattet den Stacheln, sich, um den halbkugligen Gelenkkopf gleitend, senkrecht aufzurichten und wagerecht niederzulegen.

Das Oberflächenepithel trägt nur teilweise Wimpern, teilweise besteht es aus mehr abgeplatteten, wimperlosen Zellen. Die wimpernden kubischen Zellen stehen in Längsreihen gesondert auf den Stacheln. Querschnitte durch Stacheln zeigen, daß diese einen meist fünfstrahligen Bau besitzen. Das Epithel besitzt einen wellenförmigen Verlauf, wobei die dickeren Partieen von den Wimperzellen in mehreren Schichten liegen können, die schmalen von nicht wimpernden Zellen eingenommen werden. (Fig. 10 Taf. XVI Querschnitt durch einen Mundstachel von Centrosteph. longisp. Pet.) Basalwärts von den Wimperzellen verlaufen die longitudinalen Nervenfasern bis zum Ende der Stacheln, in geringer Anzahl zusammenliegend. Zwischen dem Oberflächenepithel und der Muskelschicht in dem Gelenkteile des Stachels verläuft ein Nervenzug [2]), aus cirkulär angeordneten Nervenfasern bestehend. In Figur 2 auf Tafel XI ist derselbe quer durchschnitten *qu N* (Längsschnitt durch einen Stachel). Von diesem cirkulären Nervenring, der bei allen untersuchten Arten an der Basis der Stacheln sowie Sphäridien sich findet, gehen Nervenfasern ab zu den longitudinalen Muskelfasern und der Bindesubstanzkapsel. In welcher Weise sich die Nervenfasern, mit Ganglienzellen in besonders reicher Menge vermischt, verzweigen, zeigt Fig. 1 auf Taf. XI, welche das Bild eines vertikalen Längsschnittes durch einen Stachel wieder-

1) Vergl. die Darstellung in: Bronn's Klassen und Ordnungen der formlosen Tiere. Pag. 324.

2) Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Echiniden, in: Sitz.-Ber. d. Jena. Gesell. f. Med. u. Nat. Jahrg. 1886. Nr. 7.

giebt. Die Ganglienzellen sind größtenteils multipolar und zeichnen sich durch ihre Größe vor allen anderen benachbarten Zellenarten aus. Ihre Ausläufer sind ungemein zart und hinfälliger Natur.

Der basale Nervenring des Stachels ist mit seinen zum größten Teil cirkulären Fasern in Figur 3 Taf. XI dargestellt. Der Querschnitt geht durch den Teil des Stachels, in welchem der Nervenring verläuft. Zwischen Epithelbelag und der eingefalteten Muskelschicht verlaufen die Fasern, durch dunkleren Ton hervorgehoben, konzentrisch. Über dem basalen Nervenring ist das Oberflächenepithel stark verdickt, und sind die Zellen lange, haarförmige Cylinderzellen, die auf ihren freien Enden lange Wimperhaare tragen.

Unterhalb des Epithels folgt die Muskelschicht, aus longitudinal verlaufenden glatten Faserzellen bestehend, welche ihren Ursprung am oberen Kalkstück des Stachels nehmen und mit ihren entgegengesetzten Enden in den Kalkgebilden der Körperwand rings um die Basis desselben inserieren. Die ungemein kräftige Wirkung der Muskulatur wird durch ihre Lagerung erklärt. Die ursprünglich einschichtige Muskellage hat sich in Falten gelegt, wie Figur 3 Tafel XI zeigt. In welcher Weise sich die Muskelfasern an ihren Enden verhalten, läßt sich an Längsschnitten durch entkalkte Präparate bereits erkennen. Die glatten Muskelfasern zerfasern an ihren Enden, und diese einzelnen Endfasern gehen oft direkt über in Ausläufer der sternförmigen Zellen der reticulären Bindesubstanz.

Die Bindesubstanzschicht, die aus parallel zu einander ebenfalls longitudinal verlaufenden Fasern gebildet wird und eine Hülle um das Gelenk bildet, setzt sich am oberen Kalkstück an dessen unterer Fläche unterhalb der Muskelschicht an.

Diese Bindesubstanzfasern sind äußerst dünn und durch ihre geringere Tingierbarkeit leicht von den Muskelfaserzellen zu unterscheiden (vergl. Fig. 10 Taf. XI). Der Kern liegt etwa in der Mitte jeder Faser. An ihren beiden Enden zerfasern diese Fibrillen und gehen ebenfalls unmittelbar über in die Ausläufer der steinförmigen Bindesubstanzzellen (Fig. 10 Taf. XI *bgf*).

Die rotierenden Dorsalstacheln
von Centrostephanus longispinus.

Eines der zierlichsten Bilder gewährt dieser Seeigel, wenn man ihn im Glasgefäß lebend beobachtet. Mag er nun in Ruhe

sein oder sich langsam oder schnell vom Orte bewegen, immer sind auf der Rückenfläche im Umkreis des Afters eine Anzahl prächtig lila gefärbter Stacheln zu sehen, die sich fortwährend bewegen und dabei mit ihren Spitzen einen Kreis beschreiben. Stört man einen dieser Stacheln in seiner Bewegung, so hält er plötzlich an, um in entgegengesetzter oder derselben Richtung von neuem zu rotieren.

Die Rückenfläche, in deren Centrum der After schornsteinartig hervorragt, ist dunkelbraun bis schwärzlich gefärbt. Besonders dunkel erscheint die nächste Umgebung des Afters in Gestalt eines Kreises. Dieser Kreis wird begrenzt von bis einen Centimeter langen weißen Stacheln, welche ungemein dünn sind. Kleinere weiße Stacheln von halber Höhe umgeben den schornsteinartigen After. Hinter den langen weißen Stacheln stehen die gedrungenen rotierenden Stacheln, und zwar auf den Interambulacralplatten. Im ganzen sind ungefähr fünfzehn, also in jedem Interambulacrum drei, oder weniger vorhanden, in dem dann bald drei oder zwei vorkommen. Zwischen ihnen stehen die langen trifoliaten Pedizellarien und tridactyle nur in geringerer Anzahl.

Unsere Drehstacheln haben eine Länge von 1—3 Millimeter, je nach der Größe der Tiere. Die Spitze und die obere Hälfte derselben ist prächtig lila, der untere Teil weiß gefärbt, während die Basis dunkelbraune Pigmentzellen besitzt. Untersucht man einen rasch von der Haut losgetrennten lebenden Stachel, so fällt die sehr geringe Wimperung auf. Auf der Oberfläche ragen urglasförmige Erhebungen hervor, welche mit unbeweglichen, starren Härchen besetzt sind (Fig. 5 auf Taf. XVIII nach dem Leben). Es handelt sich hierbei um Sinneshügel, es sind die Sinneszellen gruppenweise zusammengetreten. Ein Cuticularsaum ist über die ganze Fläche der Stacheln hin zu beobachten. Leider habe ich auf Querschnitten diese zarten Sinneshügel nicht näher untersuchen können.

Die ungemein rasche und ausdauernde Bewegung dieser Stacheln läßt auf einen besonderen Bau schließen.

Die Stacheln sind auf der Oberfläche in gleicher Weise wie die gewöhnlichen Formen auf einer halbkugligen Warze drehbar angebracht. Ein Längsschnitt durch die Axe eines Stachels enthüllt den Bau derselben am leichtesten. Fig. 6 auf Taf. XVIII zeigt einen solchen Vertikalschnitt. Das Epithel des Periproctes ist besonders reich an Nervenfasern. Nervenzüge trifft man an allen Stellen an. Sie verlaufen sämtlich im Epithel, und zwar zwischen

den basalen Fortsätzen der Epithelzellen. Eine Basalmembran trennt die Epidermis mit den Nervenfasern von der Cutis. An der Basis der Stacheln kommt es zur Bildung eines Nervenringes. Von demselben gehen Fasern zu der darunter liegenden Muskulatur ab, sowie andere Faserbündel bis zur Spitze des Stachels verlaufen. Es enthält somit der Nervenring sensorische wie motorische Fasern. Das Gleiche gilt ja für die Nerven der übrigen Stacheln, wie die der Pedizellarien.

Das Hauptinteresse nimmt die Muskulatur in Anspruch. Nach innen vom Epithel liegt ein an ihrer Basis 0,04 mm, an ihrem Ende (dem Stachelende zugekehrt) 0,03 mm starker Muskelcylinder, welcher die Stacheln wie ein Mantel in halber Höhe umgiebt. Dieser Muskelcylinder, der eine Länge von 0,06 mm besitzt, besteht aus quergestreiften Muskelfasern, welche feinen Fäden gleichen. Ihr Durchmesser beträgt nur 0,0014 mm. Es sind diese Fasern mithin weit dünner als die in den tridactylen Pedizellarien beschriebenen quergestreiften Muskelzellen. Im übrigen ist ihr Bau derselbe. Ein ovaler Kern, der ein Kerngerüst sehr schön zeigt, liegt, von wenig körniger Substanz umgeben, der Faser außen auf. Nach innen von dieser Schicht liegt eine bindegewebige, faserige Hülle, wie sie oben bei den gewöhnlichen Stacheln erwähnt worden ist. Die Querstreifung der Fasern ist oft sehr schwierig zu sehen und an Alkoholmaterial habe ich nur selten dieselbe noch erhalten gefunden. Das mag wohl zum Teil mit der Feinheit der Fasern zusammenhängen.

Kapitel 2.

Das Nervensystem.

Allgemeine Anordnung und Histologie.

Das Central-Nervensystem setzt sich zusammen aus den fünf Radialstämmen und dem Gehirnring, der als eine Kommissur dieser fünf Nerven anzusehen ist. Hierzu kommt das periphere Nervensystem, bestehend aus den Seitenäten der Radialnerven, welche zu den Füßchen ziehen, die Stacheln, sowie die Pedizellarien und Lovén'schen Sphäridien versorgen. Endlich habe ich ein gut ausgebildetes Darmnervensystem aufgefunden.

Unsere Kenntnis des Nervensystems der Echiniden beschränkt sich fast nur auf den Verlauf und den gröberen Bau desselben. Die peripheren Teile waren bisher wenig bekannt. Allein ROMANES und EWART [1]) verdanken wir die ersten Angaben über einen subepithelialen Nervenplexus von Echinus, welcher über den ganzen Körper verbreitet sei und an die Basen der Stacheln wie Pedizellarien herantreten soll. Inwieweit diese Beobachtungen mit den meinigen übereinstimmen, wird aus der weiteren Darstellung hervorgehen. Dadurch, daß ich überall die Nervenendigungen auffinden konnte, ist zugleich der Beweis vollständig erbracht, daß es sich um echte Nerven handelt, auch dann, wenn es nicht gelang, den direkten Zusammenhang der Hautnerven mit den aus den Radialnerven kommenden Ästen nachzuweisen.

Der Verlauf der fünf Radialnerven und des Gehirnringes wurde zuerst genauer von KROHN [2]) geschildert, dessen Angaben die späteren Forscher wenig Neues hinzuzufügen hatten. Die folgenden Beobachter, wie JOH. MÜLLER, VALENTIN u. s. w., haben auch nur KROHN's Angaben bestätigt, während spätere Untersucher den feineren Bau zu erforschen sich zur Aufgabe machten, wie HOFFMANN, TEUSCHER, FRÉDÉRICQ und KOEHLER.

Die Lage der radiären Nervenstämme schildere ich unter Hinweis auf Figur 1 auf Tafel XIV. Die fünf Nervenstämme verlaufen in den fünf radiären Schizocölräumen (*Sch* [1] und *Sch* [2]), nach beiden Seiten alternierend Äste zu der Haut abgebend. Jeder der fünf Radialnervenstämme beginnt in den Ocellarplatten, um nach dem Austritt aus denselben (vergl. Fig. 1 Taf. VI und Fig. 2 u. 5 Taf. VI) an Ausdehnung zuzunehmen, in den Ambulacren zu verlaufen, immer in den Schizocölkanälen gelagert, vor der Laterne angekommen, durch die fünf Auriculae hindurchzutreten. Bis zu derjenigen Stelle, wo das (radiäre) Ambulacralwassergefäß den radiären Nervenstamm begleitete, verläuft dieser in dem Schizocölkanal. Jetzt tritt der Nervenstamm in die Laterne ein und kommt in die mit der Leibeshöhle kommunizierenden Höhlungen der Laterne zu lagern; dabei obliteriert der innere Schizocölraum und nur der äußere begleitet den Nerv, indem er dessen äußere

1) ROMANES und EWART, Observation on the Locomotor System of Echinodermata in: Proceed. Roy. Soc. London. Vol. 32. 1881. Vorläuf. Mitteilung, und in: Philosoph. Transact. London. Part 3. 1881. pag. 829.

2) KROHN, Über die Anordnung des Nervensystems der Echiniden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1841.

Fläche, welche das Deckepithel trägt, umhüllt. Der Nervenstamm verläuft in der Mittellinie des Interpyramidalmuskels, zwischen diesem und der Mundhaut gelagert, und am Schlund angelangt, wendet er sich nach oben, teilt sich gabelförmig, und indem je zwei Gabeläste verschmelzen, kommt es zur Bildung des Nervenringes, welcher auf seiner mit dem Deckepithel versehenen Fläche von dem auf dem Querschnitt halbkreisförmigen Schizocölring umhüllt wird, während auf der anderen Seite eine Bindegewebshülle ihn bedeckt, welche vom allgemeinen Leibeshöhlenepithel überzogen wird. Der Nervenring wird durch je fünf paarige Bänder an den Schlund angeheftet, er ist nach innen von den fünf Zähnen, also zwischen diesen und dem Schlund gelagert und liegt somit im Enterocöl der Laterne (vergl. Fig. 11 Taf. XVIII Querschnitt durch einen radiären Nervenstamm innerhalb der Laterne). Von dem Nervenring treten fünf paarige Nervenäste centralwärts aus, um den Darmtractus zu versorgen. Auf ihre Lagerung und ihren Bau komme ich weiter unten.

Ich bespreche zunächst den feineren Bau des Gehirnringes und der Radiärstämme und dann die fünf Ocellarplatten mit ihren Bildungen und schließe hieran die Nerven des Darmtractus und der Haut (in Stacheln, Pedizellarien und Füßchen).

Den feineren Bau der Nervenstämme hat HOFFMANN [1]) versucht zu schildern. Soweit mir möglich ist, seine Darstellung zu verstehen, hat er Nervenfasern und Ganglienzellen beobachtet. Wenn er jedoch angiebt, daß die Zellen in der Peripherie, die Röhrchen in der Achse der Nervenstränge überwiegen, so ist es, zumal Abbildungen die Angaben nicht erläutern, unmöglich, sich ein Bild von dem zu machen, was der Verfasser gemeint hat.

Weit besser und klarer hat TEUSCHER [2]) die Verhältnisse gesehen und gedeutet. Er hat Längsschnitte durch den frei präparierten Nervenstamm angefertigt und fand dann „zarte Längsfasern dicht neben einander verlaufen". Der äußeren der Schale zugewendeten Fläche liegt eine Schicht von Zellen an von 0,0035 mm mit deutlichen Kernen. Querfasern, wie er sie bei Asteriden und Holothurien beschreibt, fehlen vollkommen. Ganglienzellen zwischen den Fasern hat TEUSCHER nicht erwähnt, in

1) HOFFMANN, Zur Anatomie der Echiniden und Spatangen. Niederl. Archiv, Bd. 1. 1871. pag. 54 u. ff.

2) TEUSCHER, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen, Echiniden, pag. 526, in Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Band 10. 1876.

der Figur (7 auf Tafel 20, Jen. Zeitschr. Band 10) finden sie sich jedoch abgebildet.

FRÉDÉRICQ[1]) schildert den Bau in ähnlicher Weise. Die Radialstämme wie der Gehirnring liegen im Innern eines besonderen Kanales (unseres Schizocölraumes) und sind aus Längsfasern und einer aufliegenden Schicht bipolarer, kleiner Zellen zusammengesetzt. In allen Teilen fand dieser Forscher dieselbe Zusammensetzung vor. Der neueste Untersucher der Echiniden, KOEHLER[2]), hat sich der Darstellung seines Landsmannes angeschlossen, ohne selbst Neues hinzuzufügen.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf das Nervensystem vornehmlich von Sphaerechinus granularis, Toxopneustes lividus und Dorocidaris papillata.

In allen Teilen besteht Gehirnring wie Radiärstämme aus feinsten Fibrillen, die eng parallel miteinander verlaufen, im Gehirn ringförmig, in den Längsstämmen longitudinal. Die Fäserchen sind kaum meßbar und zeigen dasselbe Verhalten wie die Nervenfasern der Asteriden. Sie tingieren sich mit neutraler Essigkarminlösung sehr schwach, während die Zellkerne von Zellen zwischen ihnen sich stark färben. Das sind die Ganglienzellen, die regellos zerstreut vorkommen. Ihr Kern ist meist länglich oval, und dann ist die Zelle spindlich und an zwei entgegengesetzten Polen in Fäserchen, Nervenfibrillen, ausgezogen. Die Zellsubstanz ist oft kaum erkennbar und umhüllt den etwa 0,005—0,007 mm großen Kern. Selten trifft man auf multipolare Zellen, deren Kerne eine mehr runde Gestalt besitzen. Fig. 3 Tafel VI zeigt auf einem Längsschnitt durch den Gehirnring eines Sphaerechinus die Ganglienzellen mit ihrem verhältnismäßig großen Kern und der kaum kenntlichen Zellsubstanz. Auf dem Querschnitt treten die Fibrillen in Gestalt feinster Punkte auf, und es zeigt sich, daß dieselben keine weitere erkennbare Struktur, wenigstens mit unseren jetzigen Hilfsmitteln, besitzen.

Die nach der Schale zugewendete Fläche der Radiärstämme, sowie die der Mundöffnung zugewendete Oberfläche des Gehirnringes trägt die bereits von den verschiedenen Forschern beschrie-

---

1) FRÉDÉRICQ, Contributions à l'anatomie et à la histologie des Echinides, in Cpt. rend. T. 83. p. 860.

FRÉDÉRICQ, Contributions à l'étude des Echinides, in Arch. zool. expér. T. 5. p. 429.

2) KOEHLER, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence, in Ann. du Mus. d'hist. nat. de Marseille. 1883.

bene Zellschicht. Entweder liegen diese Zellen in einer Reihe oder aber in mehreren Schichten dicht gedrängt. Die isolierten Zellen sind von unregelmäßiger Gestalt, aneinander abgeplattet und etwa 0,004 mm groß, hiervon kommt der größte Teil auf den Kern. Dieser ist im allgemeinen kleiner als der der Ganglienzellen.

Woher kommen nun diese Zellen? Sind sie nervöser Natur, etwa auch Ganglienzellen oder aber nur als Deckepithel aufzufassen? Das letzte Wort in dieser Frage wird natürlich die Entwicklungsgeschichte zu sprechen haben. Immerhin ist es aber möglich, unter Vergleichung der Verhältnisse der Asteriden und Holothurien eine Antwort zu finden.

Die Nervenstämme der Asteriden zeigten sich bestehend aus Nervenfasern, die zwischen Fortsätzen der Epithelzellen (sog. Querfortsätzen oder Querfasern von Teuscher u. a.) der Ambulacralrinne verliefen. Bei der jungen Synapta liegen die Nervenfasern ebenfalls im Epithel, Ektoderm, und gelangen erst später in die Cutis. Unter Erwägung aller Verhältnisse kam ich nun zu dem Resultat, daß bei Synapta und den Holothurien überhaupt nicht die Nervenfaserschicht allein, sondern auch das Ambulacralepithel mit seinen Fortsätzen, zwischen denen die Nervenfasern senkrecht zu letzteren verlaufen, mit in die Cutis hinabgerückt sei und als Deckepithel fungiere. Dafür sprachen vor allem die erhalten gebliebenen Fortsätze dieser Epithelzellen, die ich als Stützzellen beschrieben habe. Bei den Echiniden sind die Verhältnisse, entgegen den Angaben der oben genannten Forscher, dieselben.

Untersucht man auf Längs- oder Querschnitten den Gehirnring von Sphaerechinus (nach Färbung mit neutralem Essigkarmin oder Pikrokarmin), so kann man ganz deutlich beobachten, wie die Nervenfaserschicht von Fasern senkrecht durchsetzt wird (Fig. 3 auf Tafel VI). Diese Fasern beginnen am Deckepithel und ziehen bis zu der jenseits der Nervenfaserschicht liegenden bindegewebigen Membran, an der sie sich anheften. An Zerzupfungs- oder Klopfpräparaten trifft man diese feinen Fortsätze in Zusammenhang mit den Zellen des Oberflächen-Epithels. Die Fortsätze selbst zeichnen sich durch ihre ungemeine Dünne aus.

An Querschnitten durch die Radiärstämme sind sie schwer aufzufinden, da sie in diesen überhaupt nur in ganz geringer Anzahl bei der genannten Art vorkommen. Bei Dorocidaris papillata, einer zur Beobachtung der feineren Strukturen des Gehirnringes wie der Radiärstämme besonders geeigneten Form, sind die Quer-

fortsätze, um die alte Benennung beizubehalten, an allen Stellen entwickelt.

Die spindelförmigen Ganglienzellen erreichen eine Länge von 0,009 mm. Ihr Kern zeigt ein deutliches Kernkörperchen neben dem gewöhnlichen Kernnetz. Zwischen den Nervenfasern und ihnen oftmals aufgelagert trifft man feinkörniges Pigment an, welches entweder lose zerstreut auftritt, oder aber in Pigmentzellen sich findet, wie Frédéricq bereits geschildert hat.

Die Intergenital- (Ocellar-) Platten mit den Fühlern.

Auf jeder der fünf Intergenitalplatten (Ocellarplättchen nach Agassiz) werden Pigmentflecke beschrieben. Diese Pigmentflecke wurden um so mehr als Augen angesehen, als sie an den den Enden der Seesternarme homologen Stellen liegen.

Bei den Seesternen deckt die Endplatte an den Enden der Arme den Fühler und mit ihm die Augenflecke von oben her, bei den Echiniden hingegen durchbohrt der Nervenstamm diese Endplatte.

Maceriert man die analen Platten und fertigt Vertikalschnitte besonders durch die Intergenitalplatten an, so daß die Schnittebenen parallel mit den Radialnervenstämmen verlaufen, so erhält man Bilder, wie sie in Fig. 2 auf Tafel VI von einem jungen Echinus acutus, Fig. 5 auf gleicher Tafel von einem ausgewachsenen Sphaerechinus granularis dargestellt sind. Mit *RN* ist der Radialnerv bezeichnet, welcher der Länge nach durchschnitten ist. Nach außen von demselben liegt der äußere Teil Sch^1 des Nervenschizocölraumes, nach innen der innere, mit Sch^2 bezeichnete. Weiter ist mit *RW* das radiäre Wassergefäß gekennzeichnet. Der Nervenstamm *RN* tritt, begleitet von dem central gelegenen Wassergefäß, in die Intergenitalplatte ein, das heißt, er durchbohrt deren zum größten Teil aus der verkalkten Bindesubstanz (Cutis) bestehende Wand, indem er nach dem Eintritt in dieselbe sein Deckepithel verliert. An der Epidermis angekommen, welche von besonderer Beschaffenheit ist, breitet er sich unterhalb derselben aus, seine feinen Nervenfasern treten in Verbindung mit den Zellen derselben. Auf den Intergenitalplatten zeigt das Epithel sich kuppelartig hervorgewölbt nach außen. Seine Zellen sind von haarförmiger Gestalt und gleichen feinen Fasern, die in einer Anschwellung den ovalen Kern tragen. Der Zellleib setzt sich nach oben in einen

peripheren Fortsatz, nach unten in einen basalen fort. Letzterer ist in der Nervenfaserschicht noch weit zu verfolgen. Ganglienzellen von ansehnlicher Größe liegen zwischen den Nervenfasern unregelmäßig zerstreut.

Der Nervenstamm wird, wie ich schon sagte, vom Wassergefäß begleitet. Dieses tritt ebenfalls in die Intergenitalplatte ein, um sich kuppelförmig zu erweitern und blind zu enden, wie es Fig. 2 Tafel VI zeigt.

An den Schnittpräparaten ist von Pigment nichts wahrzunehmen. Dasselbe ist durch Alkohol extrahiert worden und liegt zwischen den Epithelzellen entweder in Gruppen in Form kleiner Körnchen oder aber in Chromatophoren angehäuft. In keinem Falle sind Bildungen vorhanden, wie ich sie im Fühler der Asteriden als Sehflecke beschrieben habe. Will man aber von rudimentären Sehflecken sprechen, so steht dem nichts im Wege.

Das ganze soeben beschriebene Gebilde bezeichne ich als Fühler, und ist derselbe homolog dem Fühler der Asteriden. Zunächst könnte man einwenden, daß der Fühler der letzteren sich hervorstrecken könne, also einer Bewegung fähig sei. Diese Bewegung ist jedoch passiv, sie wird nicht durch im Fühler liegende Muskelfasern bewirkt, sondern durch den Druck der Flüssigkeit in den Wassergefäßen wird der Fühler nach außen hervorgestülpt. Dadurch, daß bei den Echiniden die Fühler zum Teil in die Intergenitalplatten zu liegen gekommen sind, ist auch diese Art der Bewegung so gut wie unmöglich gemacht worden.

Bei Asteriden wie Echiniden enden die Schizocölräume (bei ersteren die sog. radiären Perihämalräume) vor dem Fühler, während das Wassergefäß hier wie dort blind endet. Die kuppelförmige Erhebung des Sinnesepithels auf den Intergenitalplatten der Echiniden ist homolog dem Fühlerende mit dem Augenpolster der Seesterne, aber nicht, wie Agassiz [1]) meint, dem Fühler selbst.

Indem ich diese Gebilde als „Fühler der Echiniden“ bezeichne, will ich andeuten, daß dieselben homolog sind den Fühlern der Asteriden, daß sie denselben, nur in Nebendingen modifizierten Bau wie jene besitzen. Für die Frage nach der Entstehung und Phy-

1) Agassiz beschreibt die fünf Ocellarplatten, indem er sagt: „These plates are perforate, allowing the passage of an odd tentacle.“ Weiter erklärt er dann denselben für homolog mit dem Fühler der Asteriden, ohne jedoch eine Darstellung des feineren Baues zu geben. (Echini, Illustr. Catalogue of the Museum of comparative Zoology, J. 1872/74. pag. 682.)

logenie der Asteriden wie Echiniden sind diese Thatsachen, wie ich unten zeigen werde, von besonderem Interesse und Werte.

Außer bei Echinus acutus und Sphaerechinus granularis untersuchte ich die Intergenitalplatten bei Echinus melo, Toxopneustes lividus und Centrostephanus longispinus, immer dasselbe Verhalten antreffend. Bei keiner dieser Arten fanden sich ein hervorstülpbarer Tentakel oder Sehflecken vor.

Verfolgen wir nun den Radiär-Nervenstamm, nachdem er aus der Intergenitalplatte [1]) oder Fühlerplatte herausgetreten ist, weiter. Er verläuft in dem ambulacralen Schizocöl-Längskanal, denselben, wie an anderer Stelle geschildert wurde, in zwei Teile trennend (vergl. Fig. 1 Tafel XVI Querschnittsbild durch Wandung und Nervenstamm). Sobald sich nun Äste vom Wassergefäß, das dem Nervenstamm aufliegt, abzweigen, zweigt sich auch ein Ast von letzterem ab. Daß aber der Nervenstamm erst durch diese Äste in seiner Lage im Schizocöl-Längskanal *Sch*[1] und *Sch*[2] erhalten werde, wie Frédéricq [2]) behauptet, ist nicht richtig, indem der Nervenstamm auch da, wo keine Äste abgehen, in dem Kanal fixiert ist, wie ein Blick auf Fig. 1 Tafel XVI lehrt.

Die Äste, welche aus dem Nervenstamm ausgehen, treten alternierend aus, wie die Wassergefäßäste, denen sie aufgelagert sind. Ein Querschnitt durch einen Kanal zeigt den Nervenast quer durchschnitten (vergl. Fig. 2 Tafel XVI *N*). Er liegt im Bindegewebe eingebettet und zeigt Ganglienzellen in ziemlicher Anzahl. Die austretenden Äste bestehen aus feinen Nervenfasern, denen Ganglienzellen regellos beigemischt sind und eine geringe Strecke lang Deckepithelzellen aufliegen. Die Äste treten teilweise in die Füßchen ein, verzweigen sich jedoch vorher, indem die Zweige unterhalb der Epidermis verlaufen und zu Sphäridien, Pedizellarien und Stacheln ziehen.

Dieses Verhalten ist unter Hinweis auf die Figuren Fig. 1 Taf. XVI und Fig. 2 Taf. XI noch näher zu untersuchen. Die erstere Figur diene dazu, den Austritt eines Nerven *N* vom Radialnerven-

---

1) Den Namen Ocellarplatte, welchen Agassiz eingeführt hat, muß man fallen lassen, weil keine Ocuellen vorhanden sind. Will man nicht von Intergenitalplatten sprechen, so schlage ich den Ausdruck Fühlerplatten an Stelle desselben vor.

2) Frédéricq, Contributions à l'anatomie et à la histologie des Echinides, Cpt. rend. T. 83. pag. 860.

stamm *RN* zu zeigen. Wie eben beschrieben, verläuft dieser Nerv in der Wandung des zur Ampulle führenden Kanales *a*. Bevor nun der Nerv in das Füßchen eintritt, also an der Basis desselben, giebt er verschiedene Äste ab (Fig. 1 zeigt nur einen solchen), welche sich verzweigen, und zwar in mannigfacher Weise, und teils epithelial, teils subepithelial verlaufen. So kommt ein basalwärts vom Hautepithel gelegenes Nervengeflecht zustande, von dem aus Nervenzüge zu den Anhangsorganen der Haut, also zu Pedizellarien, Stacheln, Sphäridien usw. ziehen. Fig. 2 auf Tafel XI zeigt bei stärkerer Vergrößerung den zur Haut und den Füßchen ziehenden Nervenzug *HN*. Ganglienzellen von spindliger Form lassen sich zwischen den feinen Nervenfasern liegend erkennen, während andere Zellen peripher gelagert sind. An der Füßchenbasis nun biegt der Nerv nach links, indem der einzige Fußnervenzug zunächst subepithelial gelegen ist, um dann im weiteren Verlaufe in das verdickte Epithel einzutreten und zwischen den Stützfasern der Zellen seinen Weg zu nehmen, wie es Fig. 1 auf Tafel XV zeigt.

Ein anderer Zweig verläuft unterhalb des Hautepithels und ist mit *N* (in Fig. 2 Taf. XI) bezeichnet. Nach allen Richtungen gehen Nervenzüge aus, welche subepithelial gelagert sind. Ganglienzellen sind stets deutlich zwischen den Nervenfasern nachweisbar. Oftmals ist es mit Schwierigkeiten verknüpft, die letzteren aufzufinden. Das ist an solchen Stellen der Fall, wo das Hautnervengeflecht nur schwach entwickelt ist.

In Fig. 2 Tafel XI ist der Zusammenhang des einen Stachel versorgenden Nerven mit dem allgemeinen, über die ganze Körperoberfläche verbreiteten Nervengeflechte zu ersehen.

Das weitere Verhalten der Nervenzüge an der Basis der Stacheln ist folgendes:

An der Basis eines jeden Stachels kommt es zur Bildung eines Nervenringes, der auf dem Querschnitt eine länglich-ovale Gestalt zeigt (vergl. den Längsschnitt durch einen Stachel Fig. 2 auf Tafel XI). Dieser Nervenring[1]) liegt im Körperepithel, teilweise in die Cutis hineinragend. Der Nerven-

1) Vorl. Mitteilung. z. Morph. d. Echiniden, in: Sitz.-Ber. d. Jen. Ges. f. Med. u. Natw. Jahrgang 1886. Nr. 27. Unabhängig von mir hat Prouho (Comptes rendus, 102, 1886) diesen basalen Nervenring an den Stacheln von Echin. acutus gefunden, wie aus seiner kurzen Mitteilung hervorgeht, welche etwa zur selben Zeit wie die meinige erschienen ist.

ring besteht aus feinsten Nervenfasern, zwischen denen Ganglienzellen auftreten. Das Epithel, welches den Stachel an seiner Basis überzieht, ist da, wo der Nervenring liegt, bedeutend verdickt, so daß man von einem Epithelwulst sprechen kann, wenigstens bei den größeren Stacheln. Die Zellen, welche diesen ringförmig die Stachelbasis umgebenden Zellwulst zusammensetzen, sind mit langen Wimpern versehen und lange fadenförmige Zellen. Auf Schnittpräparaten sieht man immer nur die meist kreisrunden Zellkerne, während Zellgrenzen nicht erkennbar sind. Durch die Anhäufung dieser Zellen mit ihren Kernen erhält man ein Bild, wie es Fig. 2 auf Tafel XI und Fig. 2 auf Tafel XVIII wiedergeben. Es scheint dann, als besäße der Nervenring ein besonderes peripheres Deckepithel, oder aber Ganglienzellen wären ihm peripher aufgelagert. Eine solche Deutung wäre aber vollkommen irrtümlich. Von diesem basalen Nervenring des Stachels gehen feinste Ästchen aus, welche am Stachel in die Höhe bis zur Spitze verlaufen, und zwar in den Wimperrinnen. Weiter aber treten Fasern aus, welche, mit Ganglienzellen untermischt, ein feinstes Netzwerk zwischen den Muskelfasern der Muskelschicht herstellen. Die Ganglienzellen in allen peripheren Verzweigungen der Nervenzüge sind meist multipolar und messen 0,007—0,009 mm. Ihr kreisrunder Kern mit einem deutlichen Kernkörperchen mißt 0,004 mm. Fig. 1 Tafel XI giebt das Verhalten dieser Zellen wieder. Die Ausläufer sind ungemein zart und schwer zu verfolgen. Sie treten an die glatten Muskelfasern heran und scheinen an diesen ohne jede weitere Bildung sich anzuheften. Das erinnert an jene bereits von Schwalbe[1]) gesehenen Bilder, bei denen der isolierten Muskelfaser einzelne kurze (abgerissene) Ästchen anhaften.

Die Sinnesorgane.

Die Ambulacralfüßchen.

(Tast- oder Rückenfüßchen, Mundfüßchen und Saugfüßchen.)

1) Tastfüßchen oder Flagella.

Da es nicht angeht, den Verlauf des Nerven mit seinen Endigungen allein zu schildern, so füge ich zugleich an dieser Stelle eine vollständige Beschreibung der Ambulacralfüßchen ein.

Man kann drei Gruppen unterscheiden, Saugfüßchen,

1) Schwalbe, Über den feineren Bau der Muskelfaser wirbelloser Tiere, in: Z. f. mikr. Anat. Bd. 5. 1869. p. 205.

Tastfüßchen und endlich die zehn die Mundöffnung ringförmig umgebenden Mundfüßchen, denen ein abweichender Bau zukommt und welche eine besondere Funktion ausüben, wie NOLL's schöne Beobachtungen an im Zimmeraquarium gehaltenen Seeigeln darthun.

In typischer Form treten Tastfüße bei Centrostephanus longispinus auf. Sie sitzen auf der Rücken- und Seitenfläche des Tieres, während auf den Ambulacralplatten der Bauchfläche echte Saugfüße sich finden.

Die Tastfüße zeichnen sich durch ihre abweichende Gestalt aus. Es fehlt ihnen die Saugplatte vollständig, und enden sie nach ihrer Endspitze zu verschmälert kegelförmig, ohne eine plattenförmige Anschwellung zu zeigen. Unterhalb ihres zugespitzten Endes liegt eine kuglige Hervorwölbung, welche ich als Nervenplatte oder Nervenpolster bezeichne. (Vergl. Figur 7 auf Tafel XIV *Np.*) Diese Tastfüße können ungemein verlängert werden und erscheinen dann beinahe fadenförmig. Ihre Länge beträgt an einem Centrost. longisp. von 7 cm Durchmesser in vollkommen ausgestrecktem Zustand 4 cm und darüber, ihr Breitendurchmesser an der Spitze 0,3 mm, an der Basis 0,6 mm. Ihre Konservierung gerät mit Hilfe von Sublimatlösung sehr gut. Es gelingt dann, diese rasch hin und her schwingenden und lebhaften Tastfüße in einem Zustande zu fixieren, der annähernd dem gleichkommt, in welchem dieselben sich im Leben befinden.

Ein lebendes Füßchen zeigt in seiner ganzen Länge Kalkkörper, die meist als Dreistrahler zu bezeichnen sind (vgl. Figur 8 Tafel XIV). Sie liegen unregelmäßig verteilt in der Bindesubstanz. Außerdem ist jedes Füßchen, dessen Aussehen fast glashell durchsichtig ist, mit Chromatophoren versehen, amöboiden Zellen, die in den mannigfaltigsten Kontraktionszuständen angetroffen werden. Bald sind diese Zellen kuglig gestaltet, in ihrem Leib den central gelegenen hellen Kern einschließend, oder aber ihre Substanz ist in Gestalt von sich baumförmig verästelnden Fortsätzen ausgezogen, wobei sich die Fortsätze benachbarter Zellen miteinander verbinden können. Diese Zellen messen in kontrahiertem Zustand 0,02 mm. Die Länge der Kalkgebilde variiert zwischen 0,06 und 0,1 mm.

Die Farbe dieser Pigmentzellen ist im Leben braun. In feinen Körnchen ist das Pigment in der Zelle enthalten. Besonders die Spitzen der Füßchen sind dicht mit Pigmentzellen versehen. Oft sind dieselben in das Epithel eingedrungen, dessen Zellen auseinander-

drängend. Die Wimperung der Epithelzellen ist am basalen Teile sehr stark und stehen die Wimpern in Büscheln angeordnet. Sie sind auffallend lang (vergl. Fig. 9 Taf. XIV im lebenden Zustande). An der Spitze dieser peitschenförmigen Füßchen habe ich keine Wimperung wahrgenommen. Hier trugen die Zellen starre Fortsätze, die keine Bewegung zeigten. Es zeigt sich dasselbe Verhalten wie in der Saugplatte der Mundfüßchen dieser Art. Auch auf dieser fand ich die kurzen unbeweglichen Tastborsten, vermißte aber die Wimperung vollständig. Daß die Funktion der Mundfüßchen eine abweichende von der der Saugfüßchen ist und sie näher den peitschenförmigen Rückenfüßchen stehen, geht einerseits aus NOLL's Beobachtungen hervor, und wird andererseits durch das gleiche Vorhandensein von Tastborsten bestätigt.

Um den Verlauf des Nervenzuges im Füßchen zu studieren, genügt es, ein lebendes Füßchen, oder, falls dieses sich beim Abschneiden zu stark kontrahiert hat, mit Osmiumsäure fixiertes zu untersuchen. Dann sieht man in der Wandung an einer Stelle einen etwa 0,06 mm breiten Streifen emporsteigen und in der hügelartigen Anschwellung, dem Nervenpolster, enden. Es gelingt bereits an so konservierten Füßchen die Bestandteile dieses Nervenzuges, die feinen, parallel zu einander verlaufenden Fibrillen, zu erkennen. Über die näheren Verhältnisse, ob dieser Nervenzug im Epithel oder in der Cutis verläuft, belehren Schnitte, vor allem Längsschnitte. Man unterscheidet dann folgende Schichten in der Wandung des Füßchens: nach außen 1) die Epidermis mit einer homogenen, im Leben gallertflüssigen Cuticula. Unterhalb derselben folgt 2) die Cutis, die Bindesubstanz, und nach innen von dieser eine 3) Längsmuskelschicht und hierauf das den Hohlraum des Füßchens auskleidende 4) Wimperepithel.

1. Die Epidermis interessiert uns am meisten, da in ihr der Nervenzug verläuft. Wie besonders Querschnittserien erkennen lassen, ist das Epithel an einer Stelle in der ganzen Ausdehnung des Füßchens verdickt. Das ist der mäßig hervorspringende Streifen, in welchem der Nervenzug verläuft. Unterhalb der Epithelzellen verlaufen die eng aneinander geschmiegten Nervenfasern zu einem Bündel vereinigt, um in der Nervenplatte, wo das Epithel am stärksten in Gestalt einer Hervorwölbung verdickt ist, zum Teil wenigstens zu enden, während ein anderer Teil bis zum konischen Ende des Füßchens sich verfolgen läßt. Während bei den Pedizellarien die Nervenzüge in der Cutis verlaufen, tritt bei den Füßchen — es gilt dies nicht nur für die Tastfüßchen, sondern

auch für Mund- und Saugfüßchen — der Nervenzug an der Basis derselben aus der Cutis, der Bindesubstanz, über in das Körperepithel, und somit haben wir das gleiche Verhalten, wie es bei den Asteriden besteht, noch erhalten. Das Epithel besteht im basalen Teile aus oft schlecht gegeneinander abgegrenzten Zellen. Die Zellen sind bald von cylindrischer Gestalt, bald mehr von kubischer, je nach dem Kontraktionszustande. Der Zellleib färbt sich fast gar nicht. Nur um den Kern ist eine sich schwach tingierende Substanz vorhanden. Im Epithelstreifen, in dem der Nervenzug verläuft, trifft man auf feine, fadenförmige Zellen, die an Isolationspräparaten wenig Zellsubstanz um den ovalen bis rundlichen Kern besitzen. Nach der Peripherie ist die Zelle in einen Fortsatz ausgezogen, mit dem die Taststäbchen wahrscheinlich in Verbindung stehen, während ein basaler Zellfortsatz dasselbe Verhalten wie die Nervenfasern zeigt und zwischen diesen sich verzweigt. Außerdem treten ähnlich gestaltete Zellen mit hyalinem, stärkerem Fortsatz auf, welcher die Nervenmasse senkrecht durchsetzt und bis zu der schwach entwickelten Basalmembran sich verfolgen läßt. Diese Zellen sind als Stützzellen anzusprechen.

2. Die Cutis ist sehr gering entwickelt, und lassen sich kaum verschiedene Schichten, die durch den Verlauf ihrer Fasern gekennzeichnet wären, unterscheiden. Fasern mit spindel- und sternförmigen Zellen liegen wirr durcheinander in der hyalinen glasigen Grundsubstanz. Die Kalkstäbe, welche sich in großer Menge finden und die ich als Dreistrahler bezeichnet habe, liegen in dieser Schicht. Dasselbe gilt von den bräunlichen Pigmentzellen, die teilweise auch zwischen den Epithelzellen angetroffen werden. Die innerste Lage der Cutis wird von einer Membran mit ringförmig verlaufenden Fasern gebildet.

3. Die Muskulatur besteht aus einer Lage von longitudinal verlaufenden Fasern und endlich in den von mir als konstantes Vorkommen angetroffenen Quermuskeln, welche das Lumen der Füßchen im mittleren und basalen Teile durchziehen [1]).

Die der Länge nach verlaufenden Muskelfasern sind schwach entwickelt. Sie ziehen bis in das konisch zugespitzte Fußende und konvergieren hier gegeneinander.

1) Solche Muskelfasern waren in den Ampullen von Leydig beschrieben worden, von Hoffmann war ihr Vorkommen bestritten worden. Ihr allgemeines Vorkommen auch an anderen Stellen des Wassergefäßsystems der Echiniden, wie im Lumen der Füßchen, war bisher unbekannt.

Die Quermuskeln durchziehen den Hohlraum des Füßchens im mittleren und unteren Teile. Im letzteren sind sie besonders stark entwickelt. Stränge spannen sich wie Balken zwischen den Wänden aus. Alle diese Verbindungsbalken verlaufen untereinander parallel, wie schon aus einer Flächenansicht (Figur 11 Tafel XIV) hervorgeht. Bald bestehen sie aus nur einer Muskelfaser, welche an beiden Enden mit verbreiterter Basis an der Wandung sich anheftet, oder aber mehrere Fasern, zu einem Bündel vereint, spannen sich aus. Dann treten zwischen diesen einzelnen Bündeln Kommunikationen ein, indem sich die Fasern untereinander verzweigen, wie es die Figur 11 zeigt. Auffallend ist die Zahl der Zellkerne, welche sich den Muskelfasern anliegend finden. Wie aus Schnitt- und Zerzupfungspräparaten evident hervorgeht, gehört zu jeder Faser nur ein Kern, der von etwas fein granulierter Zellsubstanz umhüllt wird. Die Fasern werden von einer geringen membranartigen Menge von Bindesubstanz umhüllt, und dieser aufliegend trifft man die kubischen Epithelzellen, wie solche den Hohlraum aller Füßchen auskleiden. Es ist hier dasselbe Verhalten zu konstatieren, wie ich bei den Quermuskeln der Ampullen beschrieben habe.

Die Muskelbündel stehen, wie schon bemerkt, parallel zu einander, und zwar so, daß der Nervenzug sich in gleichem Abstande von den Insertionsebenen befindet. Ihre Wirkung wird darin bestehen, die Füßchen schnell von der Innenflüssigkeit bei der Kontraktion zu entleeren. Sie unterstützen somit die Längsmuskelschicht, von welcher sie sich abzweigen, in außerordentlicher Weise.

Die Mundfüßchen.

Auf der Mundscheibe stehen bei allen Echiniden zehn kreisförmig angeordnete Füßchen, die sich durch ihre Gestalt von den Ambulacralfüßchen auszeichnen. Sie liegen zwischen den Pedizellarien und können sich so stark kontrahieren, daß sie von letzteren überdeckt werden.

Noll's [1]) Verdienst ist es, auf diese Mundfüßchen oder, wie wir sie nennen können, Tastfüßchen hingewiesen zu haben und interessante Beobachtungen über die Funktion derselben mitzu-

1) Noll, Einige Beobachtungen im Seewasser-Zimmeraquarium, in: Zool. Anz. Bd. 2. 1879. pag. 405.

teilen[1]). NOLL stellte zunächst fest, daß diese zehn Mundfüße nicht zum Anheften benutzt werden, ebensowenig wie etwa zum Ergreifen der Nahrung dienen. „Am meisten in Bewegung sieht man die fraglichen Organe, wenn dem Seeigel irgend ein Bissen auf die Stacheln gelegt worden ist und er nun, wie geschildert, sich von dem Glase abhebt, um die Speise herabgleiten zu lassen. Lebhaft schlagen die „Pseudopedizellarien", wie ich diese Mundfüßchen eben wegen ihrer Ähnlichkeit in morphologischer, aber ihrer Verschiedenheit in physiologischer Hinsicht zu nennen vorschlug, von dem Munde nach außen, besonders in der Richtung, aus welcher die Nahrung kommt, und um so lebhafter wird ihr Spiel, je mehr letztere sich dem Munde nähert". Dabei bewegt sich jedes der zehn Organe selbständig. Sobald die Nahrung in den Schlund kommt, sieht man sie sich der Nahrung nähern, um selten den Bissen zu berühren. NOLL schließt hieraus, daß diese Organe dazu da sind, die Qualität der Nahrung zu prüfen: „sie sind Geruchs- oder Geschmacksorgane, oder vielleicht auch beides zugleich".

Die histologische Untersuchung ergiebt nun auf das evidenteste, daß diese Organe einen besonderen Bau besitzen und anders gebaut sind, als die Saugfüße, wie ich im folgenden darthun kann.

Die Gestalt unserer Organe ist in verschiedener Hinsicht eine abweichende von der der Saugfüßchen. Zunächst erscheint ihre Saugplatte nicht kreisrund, sondern, wie NOLL hervorhebt, mehr elliptisch, oft bisquitförmig eingeschnürt. „Sie steht mit ihrer Längsaxe tangential zur Peripherie des Mundkegels."

Die Endplatten der Mundfüßchen von Sphaerechinus granularis und Centrostephanus longispinus zeigen keine Wimperung, wohl aber starre Tastborsten, die in ziemlich gleichen Abständen voneinander stehen. Die Bewegung unserer Mundfüßchen ist eine fortwährende hin und her pendelnde und rotierende. Stößt man sie, so kontrahieren sie sich momentan und verschwinden in dem Wall von Pedizellarien. Bei Centrost. longisp. und anderen Echiniden stehen die Mundfüße paarweis angeordnet.

Sämtliche Füßchen der Echiniden, mögen sie welche Funktion immer ausüben, besitzen unterhalb der Saugplatte (oder des zugespitzten konischen Endes) eine Anschwellung, die ich als

1) NOLL, Mein Seewasser-Zimmeraquarium, in: Der Zoolog. Garten. 22. Jahrgang. Nr. 5. 1881. pag. 137. Die Angaben beziehen sich auf Echinus microtuberculatus Blainv.

Nervenpolster bezeichne. Bei den Asteriden ist dieselbe ringförmig und kann man von einem Nervenring sprechen; dasselbe gilt auch von den Mundfüßen der Echiniden, deren Epithel vornehmlich zum größten Teil aus Sinneszellen zusammengesetzt ist.

Figur 5 auf Tafel XIV zeigt einen Längsschnitt durch ein Mundfüßchen eines jungen Sphaerechinus granularis. Der Schnitt geht durch die Axe des Füßchens und zugleich durch den Nervenhügel. Ein Nervenzug verläuft in der Wandung, um im Nervenpolster zunächst zu enden und sich hier ringförmig auszubreiten. Von diesem Nervenring gehen Nervenzüge aus zur Saugplatte. Das Epithel ist zum größten Teil aus Sinneszellen gebildet, wie Macerationspräparate (Drittelalkohol und Hertwig'sches Osmium-Essigsäure-Gemisch) ergaben. Die feinen Nervenfibrillen verlaufen im Epithel zwischen den basalen Fortsätzen der Stützzellen.

Die Cutis (Bindesubstanzschicht) ist im Endteile der Saugplatte stark verdickt, während sie im Fußteile ungemein gering entwickelt ist. Sie besteht aus vier durcheinander geschlungenen Fasern und Zellen von gewöhnlicher Gestalt. Pigmentzellen finden sich oft in Menge vor. Bei Arbacia pustulosa ist das Pigment schwarz und liegen die Zellen oft zwischen die Epithelzellen eingekeilt.

Nach der Längsmuskelschicht zu liegt die etwa 0,002 mm starke elastische Bindegewebsmembran, welche sich aus ringförmig verlaufenden Fasern zusammensetzt, die miteinander durch Äste und Verzweigungen verbunden sind. Das das Lumen des Füßchens auskleidende Epithel besteht aus kubischen Wimperzellen.

Die Mundfüßchen eines anderen Tieres — Echinus acutus wähle ich zur Beschreibung — zeichnen sich durch ihre bisquitförmige Endscheibe aus, welche ungefähr 1,5 mm der Länge nach mißt. Die Breite der Platte beträgt etwa die Hälfte.

Der Nervenzug endet unterhalb der Platte, um sich ringförmig im Epithel gelegen auszubreiten. Auch Nervenzüge, welche zu dem Epithel der Platte ziehen, sind im Epithel gelagert und verlaufen zwischen den Fortsätzen der Stützzellen, durch eine kaum wahrnehmbare Basalmembran von der Cutis getrennt. Die Ausbreitung der Nervenfasern an der Basis der Epithelzellen der Platte ist deshalb schwierig zu verfolgen, weil Pigmentzellen und freies körniges Pigment zwischen den Zellen liegen.

Die Fortsätze der Stützzellen verzweigen sich nicht in der Bindesubstanz, sondern enden auf der Basalmembran. Es ist mithin das Epithel, die Epidermis streng geschieden von der Cutis. Das Gegenteil trifft man an den Saugfüßchen, zu deren Beschreibung ich mich jetzt wende.

Die Saugfüßchen.

Wiederholen sich auch dieselben Schichten der Wandung in gleicher Reihenfolge, wie bei den zwei beschriebenen Typen von Füßchen, so bieten doch im einzelnen die Saugfüßchen einen abweichenden Bau.

Bei Mund- und Tastfüßchen ist die Muskulatur nicht in der für Saugorgane typischen Form angeordnet, daß ihre Fasern sich im Zentrum der Saugplatte inserieren und von hier aus strahlenförmig sich ausbreiten, um dann in der Wandung zu verlaufen.

Weiter sehen wir, daß die Epithelzellen der Saugplatte mit basalen Fortsätzen versehen sind, die sich in der Cutis verzweigen und sich in nichts unterscheiden von den Bindegewebsfasern.

Diese eben berührten Verhältnisse sind an Schnitten, besonders Längsschnitten, an den Füßchen von Arbacia pustulosa schön zu erkennen, während der Verlauf des Nerven mit seinen Verzweigungen besser an solchen Organen erkannt wird, welche von Pigment möglichst frei sind, wie beispielsweise die Füßchen von Echinus acutus.

Alle Saugfüßchen sind durch ihre kreisrunde Saugplatte ausgezeichnet.

Mit Ausnahme der Saugplatte wimpert die Oberfläche der Füßchen. Die Wimpern sind sehr lang und deutlich im Leben zu erkennen. Auf der Saugplatte sah ich bei Dorocidaris papillata starre, unbewegliche Borsten in Abständen voneinander stehen. Die Saugplatte besitzt meist eine abweichende Farbe, als die des Stieles ist; so sind die Platten der Saugfüßchen von Centrostephanus longispinus vollkommen farblos, während der übrige Teil bald bräunlich, bald mehr durchsichtig gefärbt ist.

Die die Wandung zusammensetzenden Schichten sind von außen nach innen gerechnet, 1) das Wimperepithel mit besonderen Bildungen in der Saugplatte, 2) die Bindesubstanzschicht, aus Fasern zusammengesetzt, mit den meist halbmondförmig gestalteten Kalkkörpern und der Kalkrosette in der Platte, 3) eine (elastische) Membran mit cirkulär verlaufenden Fasern in einer Schicht, 4) die

longitudinalen Muskelfasern und nach innen die das Lumen auskleidende Epithelschicht.

1) Die Epithelschicht, welche die Ambulacralfüßchen überzieht, besteht in dem basalen wie mittleren Teile derselben aus cylindrischen Zellen, die meist an ihrer Basis Fortsätze besitzen, welche bis zu der Basalmembran, einem kaum erkennbaren hyalinen Häutchen, reichen. Ihre Gestalt ist in dem Teile modifiziert, wo der Nervenzug verläuft. In jedem Füßchen zieht ein Nervenzug, im Epithel gelegen, senkrecht bis zur Basis der Saugplatte (vergl. Figur 1 auf Tafel XV). Die basalen Fortsätze der Epithelzellen sind teilweise starr und durchsetzen die Nervenfaserschicht senkrecht. Das Ende der Fortsätze erscheint oft am Ende fußartig verbreitert (Fig. 7 Taf. XV). An anderen Zellen lassen sich mehrere Ausläufer unterscheiden, deren Verhalten ein gleiches ist. Zwischen diesen Epithelzellen trifft man auf Zellen, deren Leib viel schlanker, fadenförmig ist, und welche einen länglichen, ovalen, schmächtigen Kern besitzen. Ihre Fortsätze sind von feinerer Gestalt und scheinen sich in der Nervenfaserschicht zu verzweigen. Es ist nicht leicht, dies genau und sicher zu eruieren, da beide Zellformen nicht immer deutlich voneinander zu unterscheiden sind.

Der Nervenzug, auf dem Querschnitt annähernd kreisförmig gestaltet, besteht lediglich aus feinsten Fasern, zwischen denen bipolare Zellen, seltener multipolare eingestreut liegen. Diese Zellen stimmen in Größe, Form und Gestalt mit den Zellen in den fünf Hauptnervenstämmen und dem Gehirnring überein und sind die Ganglienzellen. Ein Zellbelag auf der Oberfläche des Nervenzuges, wie man ihn an den Hauptstämmen trifft, findet sich niemals vor. Der Nervenzug schwillt unterhalb der Saugplatte an und ist diese Anschwellung meist schon äußerlich als hügelartige Hervorwölbung zu erkennen (Fig. 1, 5, Taf. XV *NP*). Die Nervenzüge nun, welche zum Epithel der Saugplatte treten, nehmen von dieser Anschwellung der Nervenplatte ihren Ursprung und durchsetzen die Bindesubstanz, um mit Epithelzellen der Saugplatte in Verbindung zu treten.

Diese Nervenverzweigungen habe ich genauer verfolgt bei Echinus acutus (Fig. 1, 2, 3, 5) und Arbacia pustulosa (Fig. 4 Taf. XV).

Immer sind es zwei Nervenzüge, welche zum Epithel ziehen. Auf Längsschnitten durch den Endteil eines Saugfüßchens kann

man diese Züge in ihrem Verlaufe untersuchen, nur muß die Schnittebene durch das Zentrum der Saugplatte, wie durch die Längsaxe desselben gehen. Fig. 2 Taf. XV (Echinus acutus) zeigt einen solchen Längsschnitt teilweise. Mit *NP* ist das Nervenpolster, das aber nicht in seinem Zentrum, wo es die größte Dicke besitzt, getroffen ist, bezeichnet. Der eine Nervenzug *N* tritt aus der Epithelschicht aus, durchsetzt die Cutis, die Bindegewebsschicht *bg* der Saugplatte und zieht, zwischen der Kalkrosette und dem Epithel gelegen, zum Rande der Saugplatte, um hier in Epithelzellen von besonderer Beschaffenheit zu enden. Die Epithelzellen sind von feinster Gestalt, fadenförmig und besitzen einen länglich ovalen Kern. Basalwärts setzen sie sich in feinste Ausläufer, Nervenfasern, fort. Es ist der ganze Rand der Saugplatte als besonders nervöser Teil aufzufassen, indem auch auf solchen Schnitten, auf denen der Nervenzug nicht getroffen worden ist, das Epithel die gleiche Beschaffenheit zeigt und basalwärts die dann querdurchschnittenen Nervenfasern erkennen läßt. Somit existiert ein marginales Nervenepithel mit einem basalen Nervenring, von dem zwei Nervenzüge abgehen. Bisher habe ich nur den einen dieser Nervenzüge (mit N^1 in Figur 2 und 5 Tafel XV bezeichnet) geschildert. Um auch den Verlauf des zweiten verfolgen zu können, erfordert es Tangentialschnitte, welche zugleich das Nervenpolster mit treffen. Ein solcher tangentialer Längsschnitt ist von einem Saugfüßchen derselben Art (Echin. acut.) in Figur 5 abgebildet. Aus dem Nervenpolster *NP* tritt nach oben der schon in seinem Verlaufe beschriebene Nerv N^1 aus. Ein zweiter Nervenzug N^2 verläßt dasselbe rechtwinklig, um zu der beinahe entgegengesetzten Seite der Saugplatte zu gelangen und dann, immer in der Bindesubstanzschicht gelagert, im Bogen zum Epithel zu ziehen und im Sinnesepithel des marginalen Nervenringes *NR* zu endigen.

Vom Nervenring gehen feinste Nervenfibrillen ab, welche sich zwischen den Ausläufern der Epithelzellen der Saugplatte ausbreiten, meist gruppenweise angeordnet. Bei Echinus acutus (Fig. 2) ist die Nervenschicht, welche unterhalb des den Kern bergenden Teiles der Epithelzellen liegt, mit *nf* bezeichnet. Figur 4 zeigt auf einem zentralen Längsschnitt die Nervenfaserzüge quer durchschnitten, dann trifft man eine feingekörnte Substanz an *qunf*. In Figur 2 ist ein Stück eines tangentialen Längsschnittes stärker vergrößert wiedergegeben. Die Nervenfasern, zwischen denen Ganglienzellen liegen, sind der Länge nach durch die Schnittebene

getroffen, da sie kreisförmig, konzentrisch zu einander verlaufen. Die einzelnen Fasern *nf* sind durch ihre Färbung und Aussehen von gefärbten Bindegewebsfasern leicht zu unterscheiden, so daß eine Täuschung, ob Nervenfaser, ob Bindegewebsfaser, sobald erstere zu mehreren zusammenliegen, nicht wohl möglich ist.

Daß auch im zentralen Teile der Saugplatte Epithelsinneszellen sich finden und nicht nur im marginalen, ist von vornherein zu erwarten. Zerzupfungspräparate haben mir aber ebensowenig wie feinste Schnitte darüber ein sicheres Resultat ergeben.

Die im Gegensatz zu den Sinneszellen als Stützzellen zu bezeichnenden Zellen des Epithels der Saugplatte sind von denen am übrigen Teile der Füßchen sich befindenden durch ihr Verhalten der Bindegewebsschicht gegenüber unterschieden.

Daß sich basale Fortsätze dieser Epithelzellen direkt in der Bindesubstanz verzweigen, lehren am besten Schnitte durch die Füßchen von Arbacia pustulosa. Die Füßchen anderer Arten, so Echinus acutus, melo etc. lassen wegen der gruppenweisen Ansammlung von Bindegewebszellen dieses Verhalten nicht so deutlich hervortreten.

An mit Pikrokarmin[1]) tingierten Füßchen (von Tieren, die mit Chromsäure getödtet waren) wird die Bindesubstanzschicht mit ihren Fasern rosa gefärbt, während die Muskulatur strohgelb erscheint.

Alle Fasern, auch die der Epithelzellen, treten durch ihre rote Färbung hervor. Fig. 4 auf Taf. XV zeigt das Verhalten der Fortsätze, welche senkrecht zur Kalkrosette ziehen und zwischen deren Poren ihren Verlauf nehmen. Die isolierten Epithelzellen sind von spindliger Gestalt. Ein Fortsatz zieht zur Peripherie, während der Zellleib, der den ovalen Kern in sich schließt, basalwärts in eine oder mehrere Fortsätze ausläuft. In Figur 3 sind diese Fortsätze, die sich in ihrem Verhalten und ihrer Gestalt in nichts von den echten Bindegewebsfasern unterscheiden lassen, mit *f* bezeichnet. Sie legen sich oft zu mehreren zusammen und wird dann der Raum zwischen ihnen durch Bindesubstanzzellen ausgefüllt, die durch ihre sich stark tingierenden Kerne hervortreten. Daß diese Fasern untereinander sich mehrfach verfilzen und in den Poren der Kalkrosette ein Netzwerk bilden, geht schon aus Schnitten an nicht oder wenig entkalkten Füßchen

---

1) Aus dem Laboratorium von Ranvier in Pulverform bezogen.

hervor. Unterhalb der Kalkrosette sieht man die Fasern oft zu mehreren verfilzt wieder aus derselben heraustreten.

2) Die Bindegewebsschicht der Saugplatte, zu der wir so in der Beschreibung übergegangen sind, wird weiter gebildet von den starken, dicken Fasern, die ich eben nannte, welche nun in der Wandung der Füßchen longitudinal verlaufen und eine starke innere Schicht von Fasern bilden. Diese Schicht erscheint an kontrahierten Füßchen von welligem Verlaufe, wie Figur 4 erkennen läßt. Außer diesen starken, parallel miteinander verlaufenden Fasern sind Zellen *sm*, oft zu Gruppen angehäuft, vorhanden. Bei Echinus acutus (Figur 2 Tafel XV) liegen sie in großer Menge zusammen. Meist besitzen sie keine Ausläufer, sondern scheinen von kugliger Gestalt zu sein. Die äußere Lage der Bindesubstanzschicht *bga* wird von wenig Zellen und feinen Fasern von unregelmäßigem Verlaufe gebildet und nur die innere centrale *bgi* in Fig. 2 wird von den longitudinalen Fasern zusammengesetzt.

Außer der Kalkrosette liegen sowohl in der Bindesubstanzschicht der Platte als auch in den übrigen der Wandung halbmondförmige Kalkgebilde. Sie scheinen bei keiner Art zu fehlen. Ihre Größe ist eine wechselnde. Diese Kalkgebilde sind von Hoffmann und Valentin bereits beschrieben und abgebildet worden.

Besondere Erwähnung verdienen die Pigmentzellen, welche in feinen Körnchen ein bei verschiedenen Arten verschiedenes Pigment tragen. Es sind Bindegewebszellen und lagern sie in dieser Schicht. Nur selten dringen sie zwischen die Epithelzellen ein, so bei Arbacia pustulosa. Oft hat es auch den Anschein, als ob das Pigment nicht in Zellen, sondern lose gehäuft vorhanden sei. Doch scheint das letztere nur der Ausnahmefall zu sein.

Die innerste Lage der Bindesubstanzschicht bildet eine Membran, die aus cirkulär verlaufenden Fasern sich zusammensetzt. Diese Fasern sind in einer Ebene zu einer Lage zusammen verschmolzen. Es ist diese Membran dieselbe Schicht, welche von vielen früheren Autoren als Ringsmuskelschicht angesehen wird. An stark contrahierten Füßchen erhält man auch stets das Bild, als wären Cirkulärfasern vorhanden. Zerzupft man jedoch mit Pikrokarmin gefärbte Füßchen, so gelingt es, die Membran in Fetzen zur Ansicht zu bekommen. Sie erscheint wie die Bindesubstanzschicht mit ihren Fasern rosa gefärbt. Fig. 6 auf Tafel XIV zeigt ein Stück derselben. Hier ist die Membran gefenstert,

indem Lücken zwischen den miteinander verklebten Fasern geblieben sind.

Daß man es nicht mit Muskelfasern zu thun hat, dagegen spricht vor allem, um es nochmals zu betonen, das von Muskelfasern verschiedene Verhalten gegen Färbemittel.

Daß auch bei Mund-Tastfüßchen diese Membran vorkommt, und zwar in derselben Bildung, will ich hier noch besonders erwähnen. Diese Membran läßt sich bis zur Saugplatte verfolgen, nach innen von ihr inserieren die Muskelfasern, zu denen ich mich jetzt wenden will.

3) Die Muskulatur eines Füßchens besteht nur aus longitudinal verlaufenden glatten Muskelfasern, zu denen noch bisher unbekannte Quermuskeln kommen. Zirkuläre Fasern sind niemals vorhanden und beruht ihre Beschreibung stets auf einer Verwechslung [1]) mit der Membran.

Die Muskelfasern liegen nach innen von der aus cirkulären Bindegewebsfasern gebildeten Membran. Sie besitzen den gewöhnlichen Bau und verzweigen sich hier und da. Im Zentrum der Saugplatte inserieren die Muskelfasern und strahlen radienförmig aus, um dann miteinander parallel in der Wandung zu verlaufen. Zwischen ihnen liegt eine geringe Menge Zwischensubstanz, in der sie gleichsam eingebettet liegen. Ihr Verhalten in der Saugscheibe lassen die Fig. 2 und 4 Tafel XV erkennen.

Das Lumen der Füßchen wird im basalen Teile durchzogen von Muskelfasern, die wie Seile zwischen den gegenüberliegenden Wandungen ausgespannt sind. Die meist zu mehreren zusammenliegenden Fasern werden von dem Epithel, welches den Hohlraum auskleidet, überzogen. Es gehören diese Quermuskeln zur Längsmuskulatur, mit der sie stets noch in Zusammenhang stehen.

4) Das Wimperepithel setzt sich aus kubischen Zellen zusammen, die oft stark abgeplattet sein können. Ihr Kern ist kugelig, tingiert sich stark, während der Zellleib selbst fast ungefärbt bleibt. Wegen seiner Kleinheit ist weiteres über seinen feineren Bau nicht zu eruieren. Schon frühzeitig wurden die Schichten der Wandung der Ambulacralfüßchen beschrieben. Daß ein Epithel, eine Bindegewebsschicht und eine Längsmuskel-

---

1) Es ist somit das von LUDWIG für die Asteriden aufgestellte Gesetz, daß sich im Wassergefäßsystem Rings- und Längsmuskelfasern ausschließen, auch für die übrigen Klassen, Holothurien und besonders Echiniden, gültig, bei denen es nach den verschiedenen Angaben bisher zu bezweifeln war.

lage, nach anderen auch eine Ringmuskelschicht vorhanden sei, wurde von den meisten Forschern erkannt. Durch den letzten Beobachter dieser Gebilde, Köhler, wurden die einzelnen Schichten in der Cutis beschrieben, ihr Verhalten jedoch in der Saugplatte nicht genau beobachtet. Eine Abbildung eines Saugfüßchens, die dieser Forscher giebt, zeigt, was auch aus dem Text hervorgeht, daß der Verlauf der Nerven mit seinen Verzweigungen, das marginale Nervenepithel u. s. w. ihm noch vollkommen unbekannt geblieben ist. Ein Teil der Bindesubstanz und zwar gerade derjenige, in welchem die Kalkgebilde, die Rosette liegt, wird als Plexus nerveux beschrieben. Hätte Köhler[1]) unentkalkte Füßchen auf Schnitten untersucht, so würde ihm dieser Irrtum erspart geblieben sein. Prüft man seine Abbildung (Fig. 48 auf Pl. 7), so wird man sofort erkennen, daß gar kein Platz für die Kalkkörper vorhanden wäre, wenn seine Ansicht Anspruch auf Wahrheit hätte; sie müßten denn gerade in seinem Plexus nerveux liegen. Als Nervenfasern deutet er infolgedessen auch die langen Fortsätze der Epithelzellen, deren Zusammenhang übrigens mit den longitudinalen Bindesubstanzfasern außer allem Zweifel steht. Seine weitere Behauptung, daß sämtliche Ambulacralfüßchen den gleichen Bau zeigen sollen, zeigt sich nach den oben mitgeteilten genauen Angaben als ebenfalls nicht stichhaltig.

Das Nervensystem im Darmtractus.

Die in den verschiedenen Teilen des Darmes sich findenden Nerven hängen zusammen mit dem Gehirnring.

Wie ich oben auseinandersetzte, ist der Gehirnring mit dem Schlund an zehn Stellen befestigt. In diesen zehn Bändern verlaufen zehn Nervenäste, welche vom Gehirn abgehen und in das Epithel des Schlundes eintreten (Fig. 1 Taf. VI). Jeder dieser Nervenäste besteht aus feinsten Nervenfasern mit eingestreuten Ganglienzellen. Auf dem Querschnitt durch den Schlund trifft man die einzelnen Nervenzüge in Gestalt von ovalen oder kugligen feinkörnigen Gebilden (Fig. 6 Taf. XIII). Zwischen diesen Körnchen der quergetroffenen, longitudinal verlaufenden Nervenfasern liegen die Ganglienzellen *gz*, welche durch die stärkere Färbung ihres Leibes aus den hellrosa gefärbten Nervenfasern sich hervorheben

---

1) Köhler, in: Annales du Musée de Marseille. Zoologie, Mém. 3.

(nach Behandlung mit neutraler Karminlösung). Aus der großen Anzahl dieser auf dem Querschnitt getroffenen Nerven geht hervor, daß sich die ursprünglich zehn Äste in eine Anzahl von Bündeln aufgelöst haben. Der Durchmesser dieser einzelnen Bündel variiert im Schlund zwischen 0,013 und 0,026 mm (Magendurchm. 4 mm Spaerechinus granularis). Fig. 6 auf Taf. XII giebt einen Längsschnitt durch den Schlund von Centrostephanus wieder. Zwischen den Fortsätzen der langen Darmepithelzellen ziehen die zu einem Bündel vereinigten Nervenfasern *nf*. Im Dünndarm lassen sich die Nervenbündel noch leicht auffinden. Im Endtheil desselben, sowie im Rektum haben sie an Umfang abgenommen und ist es schwierig, die oft in geringer Menge vorhandenen Fasern zu erkennen.

Daß vom Gehirnring Nerven nach dem Darmtractus abgehen, hat Frédéricq [1]) zuerst beschrieben. Der Bau und ihr Verlauf ist jedoch dem letzten Beobachter, Köhler [2]), unbekannt geblieben. Köhler erwähnt ebensowenig die Nerven des Darmes, als er sie abbildete. Sie scheinen ihm mithin gänzlich entgangen zu sein.

Die Sphäridien und ihr basaler Nervenring.

Die von ihrem Entdecker Sven Lovén als Sphäridien benannten Hautorgane sind noch immer als Sinnesorgane, denen man aber eine bestimmte Funktion mit Sicherheit nicht zuweisen konnte, wenig beschrieben geblieben.

Bei Centrostephanus longispinus bestehen sie aus einem eiförmigen, 0,3 mm langen glashellen Gebilde, welches durch einen kurzen Stiel auf der Hautoberfläche befestigt ist. Der gedrungene eiförmige Kopf schwingt bald nach dieser, bald nach jener Seite. Schneidet man eine Globifere hart an der Anheftungsstelle von der Haut ab und untersucht sie in Seewasser, so erkennt man leicht die langen Wimpern, welche an der Basis des Stieles lebhaft hin und her schwingen, während nach dem Kopfende zu die Wimpern an Länge abnehmen und auch spärlicher stehen.

Jede Sphäridie wird vom Körperepithel überzogen. Dasselbe nimmt an Höhe ab und überkleidet den eiförmigen Kopf in Gestalt

1) Frédéricq, loc. cit.
2) Köhler, loc. cit.

eines Plattenepithels. Von der Oberfläche betrachtet, zeigt uns dasselbe den bekannten Anblick der sechseckigen Zellen. Ein kugelig bis ovaler Kern liegt in der Mitte der Zellen, deren Zellsubstanz sich fast gar nicht mit Karmin färbt. Dieses Plattenepithel schließt den Kalkkern, das eiförmige Skelett ein, welches aus einem soliden Kalkkörper von glasig heller Beschaffenheit besteht und nur im Centrum von wenigen untereinander in Kommunikation stehenden Lücken durchzogen wird. In diesen Lücken sind Zellen und Fasern, sowie wenig (unverkalkte) Zwischensubstanz der Bindesubstanz erhalten. Der solide Kalkkörper ist nicht immer so glashell wie bei Centrostephanus longispinus; bei Strongylocentrotus lividus beispielsweise erscheint die mittlere Partie grasgrün gefärbt.

Dieses das Centrum des Kopfes ausfüllende Kalkgebilde ruht in gleicher Weise wie das Kalkskelett eines Stachels mit seinem Ende, welches mehr abgeplattet ist, auf einem Kalkhöcker der Cutis der Körperwand. Seine Befestigung und Bewegung geschieht mittels glatter Muskelzellen, welche an ihren Enden zerfasert sind (vgl. den Längsschnitt durch eine Sphäridie, Fig. 1 auf Taf. XVIII).

Zur Untersuchung dieser Verhältnisse, sowie um den Verlauf der zu den Sphäridien ziehenden Nerven zu verfolgen, benutzte ich junge Spatangus purpureus. Ein Stück der Mundhaut mit den pinselförmigen Füßchen und den zwischen ihnen sitzenden Sphäridien wurde in 0,3prozentiger Chromsäure entkalkt und mit neutraler Karminlösung gefärbt. Fig. 1 stellt einen Längsschnitt dar. Mit *K* ist der Hohlraum bezeichnet, welchen der Kalkkern erfüllte. In seiner Basis ist die Bindesubstanz noch erhalten. Man sieht, wie der Kalkkern auf einem Kalkhöcker der Cutis festsitzt. Rechts und links sind die cirkulär angeordneten Muskelfasern *M* zu sehen. An der Basis der Sphäridie ist das Epithel verdickt, und zwar im Umkreis derselben, so daß man von einem Ringwulst sprechen kann. Auf Schnitten sieht man, daß es sich um haarförmige, feine Zellen, wahrscheinlich größtenteils Epithelsinneszellen, handelt. Jede Zelle trägt eine lange Geißel. Der Nachweis, daß diese Zellen mit der darunter liegenden Nervenfaserschicht in Zusammenhang stehen, gelang mir bei der ungemeinen Zartheit des Objektes nicht.

In diesem epithelialen Ringwulst verläuft ein cirkulärer Nervenring, welcher in Verbindung steht mit den peripheren Hautnerven *nf*. Von ihm lassen sich Nervenfasern verfolgen welche an die Muskelschicht herantreten.

Die Existenz eines solchen Nervenringes, der sich zusammensetzt aus kreisförmig verlaufenden Nervenfasern, ist AYERS, der die Struktur der Sphäridien zuletzt untersucht hat [1]), entgangen. Fig. 2 auf Taf. XVIII stellt einen Teil des Längsschnittes Fig. 1 stärker vergrößert dar, und zwar den quer durchschnittenen Ringwulst. Mit *N* sind die Nervenfasern bezeichnet. Die langen Wimpern sind nach einem lebenden Präparat eingezeichnet worden.

Noch zu erwähnen ist, daß Pigmentzellen bei Spatang. purpur. am Stiel und auch am Anfangsteil des Kopfes oft in großer Anzahl im Epithel liegen und bei vielen Arten eine besondere Färbung erzeugen [2]).

Der Entdecker der Sphäridien LOVÉN glaubt in diesen Organen Sinnesorgane zu sehen, welche den Geschmacksorganen zuzuzählen wären, indem er an ihre Lage in der Nähe des Mundes dachte. AYERS stellt nun die Ansicht auf, daß es sich um Gehörorgane handeln möge, welche den Otolithensäcken der Synapta gleichzusetzen wären. Sie würden demnach auch mit jenen Gehörbläschen zusammengehören, wie sie bei den Tiefsee-Holothurien, den Elasipoden in jüngster Zeit bekannt geworden sind. Mit allen diesen Organen haben sie aber morphologisch sicher nichts gemein. Die Sphäridien sind umgewandelte Stacheln. Und dies wird noch sicherer bewiesen durch das Vorkommen des Ringnerven, den ich bei ihnen wie bei den Stacheln aufgefunden habe. Ob sie Erschütterungen u. s. w. des Wassers vermitteln, lasse ich dahingestellt sein, jedenfalls hat eine solche Ansicht viel für sich.

Die Nervenzüge in den Pedizellarien.

Ein ausgezeichnetes Färbemittel, die Nervenzüge in der Bindesubstanz leicht aufzufinden, ist das neutrale Essigkarmin. Während die letztere in ihrer Grundsubstanz kaum einen Ton annimmt, färben sich die Fibrillen mit ihren Zellen, mit Ausnahme des Kernes, der sich tiefer tingirt, nur wenig. Hingegen nehmen die Nervenfasern den Farbstoff besser auf und sind selbst in ihren feinsten Geflechten an ihrer hellrosa Färbung zu unterscheiden. Treten sie aber zu Nervenzügen zusammen, so bieten sie durch

1) AYERS, Structure and Function of the Sphaeridia of the Echinides, in: Journ. Micr. Sci., 26. 1885. m. t.

2) Vergl. ebenda.

ihren tiefroten Ton ein Kennzeichen, das sie wieder von den durch eine tiefere Nuance sich abhebenden Muskelfasern leicht unterscheiden läßt.

Die mit Boraxkarmin gefärbten Präparate geben nicht annähernd so brauchbare Präparate. Färbte ich nun noch nachträglich mit wässriger Hämatoxylinlösung (3 Prozent) und wusch in Alaunwasser (1 Prozent) aus, so traten die Nervenzüge mit ihren Ganglienzellen noch distinkter hervor. Während die Kerne der Bindesubstanzzellen fast schwarz erschienen, waren die Kerne der Ganglienzellen durch ihre helle Färbung inmitten des dunklen gefärbten Zellleibes ausgezeichnet deutlich zu sehen. Diese Verschiedenheit in der Aufnahme des Farbstoffes beruht wohl auf der verschiedenen Menge des Nucleins, welches in den Kernen der Ganglienzellen in geringerer Menge eingelagert ist als in den der Bindesubstanzzellen. —

Die Nervenzüge, welche in dem Stiel einer Pedizellarie verlaufen, sind in verschiedenster Anzahl bei den verschiedenen Formen vorhanden.

Die Nervenzüge bestehen aus zu Bündeln angeordneten feinsten Fibrillen, welche miteinander parallel verlaufen. Dem Bündel außen anliegend finden sich Ganglienzellen vor. Besonders an denjenigen Stellen, wo von den Nervenzügen Zweige seitlich abgehen, sind sie stark angehäuft. (Figur 2 Tafel X.)

Der Durchmesser der Nervenzüge ist ein verschiedener und wechselt nach der Größe der Pedizellarie und der des Seeigels. Bei Sphaerechinus granularis variiert der Durchmesser in den Nervenstämmen der Pedicellariae gemmiform. zwischen 0,015 und 0,03 mm. Bei den kleinen Pedizellarien von Echinus microtuberculatus sind sie nur 0,007 mm stark.

Von den Hauptstämmen, welche in den Kopf der Pedizellarie eintreten, verlaufen in allen Fällen drei bis zur Spitze, in jeder Greifzange einer, um die Sinnesorgane, welche basalwärts von letzteren liegen, sowie das Epithel, welches dorsalwärts von der Kalkspitze liegt, zu versorgen. — (Vergl. Fig. 1 auf Taf. X; Fig. 6 auf Taf. VIII.)

Diese drei Hauptstämme steigen empor in den Interstitien der drei Muskeln, welche die Greifzangen bewegen, und hier treten Fibrillen nach allen Seiten in die Muskulatur ein. Ganglienzellen, meist multipolare, findet man in diesem Teile ihres Verlaufes in großer Anzahl vor. (Vergl. Fig. 2 auf Taf. X.)

Die Topographie dieser Nervenstämme mit all' ihren feinsten Verzweigungen habe ich bei der Beschreibung der Pedizellarien gegeben, sodaß ich mich hier nur auf den Bau derselben einzulassen brauche.

Die feinsten Verzweigungen, welche zum Epithel abgehen, bestehen immer aus mehreren feinsten Nervenfasern, denen noch, jedoch selten, Ganglienzellen anliegen können. Oft gelingt es, den Hinzutritt zu einzelnen Epithelzellen zu verfolgen, und dann zeigt es sich, daß die Nervenfaser direkt übergeht in den Zellleib der Epithelzellen. In anderen Fällen, besonders bei den kleinen Formen von Pedizellarien (Echinus microtuberculatus), glückte es mir nicht, dies zu beobachten, doch glaube ich nicht, daß die Verhältnisse bei diesen wesentlich verschiedene sein sollten. — Die Größe der Ganglienzellen ist schwierig zu bestimmen. Die bipolaren Zellen sind von spindliger Gestalt. Ihr Längsdurchmesser beträgt etwa 0,01 mm. Fast den größten Teil der Zelle nimmt der länglich-ovale (Längsdurchmesser 0,006 mm) Kern ein, dessen Membran sich stark absetzt und den hellrosa gefärbten Kernsaft mit dem Kerngerüst einschließt. Letzteres ist gering entwickelt.

Die multipolaren Ganglienzellen besitzen einen bald kreisrund, bald mehr oval geformten Kern (Durchmesser 0,004 bis 0,01 mm). Der Zellleib besteht aus einer fein granulierten Substanz, die sich hellrosa mit neutraler Karminlösung tingiert.

Die Sinnesorgane der Pedizellarien.

a) Sphaerechinus granularis.

Sladen beschreibt auf jeder Innenseite einer Greifzange, da wo dieselbe mit der benachbarten zusammenstößt, eine kissenförmige Erhebung, welche er für ein Sinnesorgan erklärt. Eine Abbildung zeigt uns, daß er die allgemeine Gestalt dieser Tasthügel, wie ich diese Organe nennen will, erkannt hat, einen Zusammenhang mit einem Nerven jedoch nicht konstatieren konnte. Romanes und Ewart schreiben den bei unserer Art leicht schon bei schwacher Loupenvergrößerung kenntlichen Sinnesorganen eine Tastfunktion zu, ohne etwas von Nervenendigungen zu berichten. Mit Hilfe der Untersuchung an der frischen Pedizellarie wie an Schnittpräparaten ist es mir gelungen, den feineren Bau wie besonders den der Nervenendigungen klarstellen zu können.

Die Lage der Tasthügel ist unter Vergleichung mit Fig. 1, Taf. VII am schnellsten zu erkennen.

Jeder Tasthügel hat die Gestalt einer Halbkugel, auf deren Peripherie zapfenartige Erhebungen nach außen hervortreten. Auf jeder derselben ist eine Anzahl starrer unbeweglicher Haare, Tasthärchen angeordnet, die wie Stacheln hervorragen.

Ein Längsschnitt durch einen Tasthügel (Fig. 2, Taf. VII) zeigt diese zapfenartigen Erhebungen in verschiedenen Malen durchschnitten. Über jede Erhebung zieht die Cuticula, welche die Epithelschicht nach außen überkleidet, hin. Unterhalb der Erhebung sind Zellen knospenartig angeordnet, und wir sehen, wie jede Knospe sich nach außen hin hervorwölbt. Das Epithel, welches die Tasthügel zusammensetzt, besitzt eine Höhe von ungefähr 0,06 mm und geht ziemlich unvermittelt über in das gewöhnliche Epithel, welches die Pedizellarien überzieht.

In halber Höhe der Tasthügelzellen liegt eine feinfasrige Masse, welche sich im Centrum jedes Hügels verdickt zeigt und hier die Basalmembran durchbricht und in Gestalt eines Faserzuges in die Bindesubstanz eintritt. Dies ist der Nervenzug, welcher zwischen den Enden von je zwei Zangenmuskeln nach der Tiefe der Pedizellarie und dem Stiele derselben zu verläuft.

Die Zellen des Tasthügels sind sämtlich von langer, schmächtiger Form sowohl in den einzelnen Knospen wie zwischen denselben. Sie sind zarte Fäden, welche einen ovalen, sich stark mit Karmin, Hämatoxylin tingierenden Kern zeigen. Letzterer liegt entweder im oberen Teile der fadenförmigen Zelle oder mehr dem Centrum genähert und ist von Plasma umgeben. Dadurch erlangen die Zellen eine spindelförmige Gestalt. Der eine Fortsatz läuft zur Peripherie, während der basale Fortsatz zweierlei Verhalten zeigt. Einmal ist derselbe von feinster Beschaffenheit und kann sich in zahlreiche feinste Fibrillen verzweigen, welche mit dem Fasergeflecht, der Ausbreitung des Nervenzuges, in Zusammenhang stehen. Das sind die Sinneszellen, welche sich zugleich durch ihren peripheren Fortsatz weiter auszeichnen. Dieser setzt sich fort in ein feines, starres, haarähnliches Gebilde, welches auf der Cuticula unbeweglich aufsitzt. Diese feinen Tasthaare lassen sich selbst an Schnittpräparaten noch deutlich, wenigstens teilweise, konstatieren. Andere Zellen, welche sowohl in den Knospen wie zwischen ihnen stehen, zeichnen sich durch den stärkeren Bau ihres basalen Fortsatzes von den Sinneszellen aus. Ihr Fort-

satz durchsetzt das Nervenfasergeflecht senkrecht und steht in Verbindung mit der Basalmembran, welche ihrerseits kleine Hervorragungen bildet (vergl. Fig. 2, Taf. VII). Diese Zellen, welche sich von den Epithelzellen durch ihre schlanke, fadenförmige Gestalt auszeichnen und vielleicht im Leben Wimpern tragen, will ich als Stützzellen aufführen. Sie setzen also mit den Sinneszellen im Verein die Knospen zusammen. Zwischen denselben finden sich beide Zellformen zerstreut vor.

Zwischen den Nervenfasern, welche das Geflecht bilden, liegen Zellen mit ovalem deutlich hervortretenden Kerne. Diese besitzen bald zwei, meist aber, wie Klopfpräparate, an feinsten Schnitten hergestellt, zeigten, mehrere Fortsätze, welche in dem Geflecht verlaufen. Diese Zellen, welche übereinstimmen in ihrer Gestalt mit den Zellen, wie sie den Nervenzügen anliegen oder zwischen den Nervenfasern zerstreut vorkommen, sind die Ganglienzellen. Sie sind regellos zerstreut und liegen niemals truppweise zusammen.

b) Echinus acutus.

Bei dieser Art gelang es mir, eine ganze Anzahl von Sinnesorganen aufzufinden. Zunächst erwähne ich die drei unteren Tasthügel, welche jedesmal je einer auf der Innenseite am Grunde jeder der drei Greifzangen liegen. Von gleicher Zusammensetzung im feineren Bau sind die drei oberen Tasthügel, welche auf der Innenseite an der Basis der Kalkspitzen ihre Lagerung haben. Zu diesen kommen noch drei weitere Sinnesorgane, welche ebenfalls auf der Innenseite der drei Greifzangen ihren Sitz haben, aber offenbar von untergeordneter Bedeutung sind (*Sg* in Fig. 1). Außer diesen neun Sinnesorganen trifft man an den verschiedensten Stellen Nervenendigungen in dem Epithel, besonders in dem Teile, welcher die Schleimzellen trägt.

Auf der Figur 1 auf Tafel X sind die Tasthügel quer durchschnitten. Von ihrer wahren Größe (sie besitzen einen Längsdurchmesser von 0,13 mm) bekommt man erst einen richtigen Anblick, wenn man einen Längsdurchschnitt durch einen Tasthügel betrachtet, wie ihn Fig. 4, Taf. X wiedergiebt. Auf dieser Figur ist zugleich der Verlauf der Nervenstämme angegeben.

Während das Epithel auf dem Köpfchen der Pedizellarie auf der Außenseite ungemein niedrig ist, es beträgt seine Höhe etwa 0,003 mm, hat es da, wo die Schleimzellen gelagert sind, eine Höhe

von 0,016 mm, und in dem Tasthügel kommt die Hervorwölbung desselben durch die ungemeine Länge seiner Zellen, dieselbe beträgt 0,05 mm, zustande. Jeder Tasthügel setzt sich zusammen aus Zellen, deren basale Fortsätze eine faserige Masse bilden, aus welcher die einzelnen Nervenzüge austreten. Die Zellen sind ungemein schmächtig, fadenförmig. Ihr ovaler Kern liegt, von wenig Zellsubstanz umgeben, bald so, daß der periphere Fortsatz kleiner ist als der basale, oder aber, daß der basale Fortsatz der kleinere ist. Jede Zelle setzt sich fort in eine Wimper oder Tasthaar (?), welche noch an den Schnittpräparaten deutlich erhalten war. An Klopfpräparaten gelingt es leicht, die eben geschilderte Form dieser Sinneszellen zu eruieren. Ihre basalen Fortsätze reißen ungemein leicht ab, und schwer ist es, dieselben in dem Fasergeflecht auf weite Strecken zu verfolgen. Vollkommen im Bau gleichen den unteren Tasthügeln die oberen, so daß ich auf ihre Schilderung verzichten kann. Die übrigen Nervenendigungen in der Haut, und hierhin gehört die sich konstant findende Endigung eines Nervenastes in einem Sinnesorgan (*Sg* in Figur 1 auf Tafel X), bestehen ebenfalls aus langen, fadenförmigen Zellen, deren basale Fortsätze direkt in Nervenfasern übergehen, welche sich zu dem austretenden Nervenaste formieren (vergl. Figur 6 auf Tafel X). Der austretende Nervenast ist in seinem Verlauf dicht bedeckt von meist bipolaren Ganglienzellen.

c) Strongylocentrotus lividus.

Die zierlichen gemmiformen Pedizellarien dieser Art besitzen je eine Drüse, in jeder Greifzange dorsal gelagert.

Die noch lebende Pedizellarie läßt dieselben durch ihre gelbliche Färbung leicht erkennen. Schwarz gefärbte Pigmentzellen, welche, in der Bindesubstanz liegend, jeglicher Ausläufer entbehren, treten als schwarze Punkte vereinzelt auf (Figur 10, Tafel VIII).

Auf der Innenfläche jeder Greifzange, der Basis derselben genähert, erhebt sich ein hügelartiges Gebilde, auf welchem starre Borsten unbeweglich stehen. Dieses Gebilde ist der Tasthügel, wie ich ihn nennen will, und die starren, langen Borsten, welche Zellen zugehören, will ich als Tastborsten aufführen. Daß auch bei den übrigen Arten und Gattungen Tastborsten auf den Tasthügeln neben leicht beweglichen Wimperhaaren stehen, habe ich schon oben geschildert. So schön, wie an den Pedizellarien dieser Art, habe ich sie jedoch sonst kaum wahr-

genommen. Der Bau der Tasthügel ist folgender: Das Epithel auf der Innenseite der Greifzangen ist im allgemeinen aus kubischen Zellen zusammengesetzt und werden die Tasthügel durch Zellen gebildet, welche eine fadenförmige Gestalt haben und deren basale Fortsätze sich in feine Fasern fortsetzen, welche in dem Nervengeflecht sich verzweigen. Fig. 9, Taf. VIII giebt den Teil eines Querschnittes durch eine Pedizellarie wieder, welcher die drei Tasthügel der Länge nach getroffen zeigt. Der Verlauf der drei Nervenäste — zu je einem Tasthügel tritt je ein Nervenast — ist nur auf Längsschnitten zu erkennen.

Kapitel 3.

Das Wassergefäfssystem.

Durch die Madreporenplatte, deren Poren durch keine Muskulatur geschlossen werden können, steht das Wassergefäßsystem in stets offener Kommunikation mit dem umgebenden Meerwasser. Der Steinkanal vereinigt in sich die verschiedenen Kanälchen der Madreporenplatte, durchzieht die Leibeshöhle und setzt sich oberhalb des Kauapparates fest, um hier einen Ringkanal zu bilden. Von diesem Ringkanal steigen fünf Kanäle auf der Außenfläche der Laterne herab und verlaufen parallel mit den fünf aus derselben hervortretenden radialen Hauptnervenstämmen, der Leibeshöhle zugekehrt (vergl. Fig. 1, Taf. VI, s. Figurerklärung). Diese fünf radialen (ambulacralen) Wassergefäßstämme geben seitlich Äste ab zu den Ampullen und Füßchen. Es enden die Wassergefäßstämme blind im Fühler, wie weiter unten beschrieben wird.

Es gehen nun aber von dem Ringkanal auf der Laterne noch weitere fünf Kanäle ab, welche in die fünf sogenannten Polischen Blasen, lungenähnliche Organe, eintreten.

1) Madreporenplatte und Steinkanal.

Der Bau der Madreporenplatte und des Steinkanals der Echiniden ist vollkommen übereinstimmend mit dem der Asteriden. Das gilt in Hinsicht des gröberen Baues, während der feinere Bau in einzelnen nebensächlichen Verhältnissen Abweichungen

zeigt, die als Vereinfachungen oder Rückbildungen angesehen werden müssen. Zur Schilderung wähle ich die Madreporenplatte eines jungen Echinus melo (Durchmesser 1 cm).

Durch die entkalkte Platte werden Vertikalschnitte angefertigt. Hierzu eignen sich am besten kleine Seeigel, bei denen der Kalk in geringerer Menge in der Körperwand abgelagert ist.

Figur 1 auf Tafel XVI zeigt einen Längsschnitt durch die Madreporenplatte und den Anfangsteil des Steinkanals *St-K.* Nur drei Poren sind mit ihren Kanälen getroffen. Bei älteren Tieren ist die Zahl derselben bedeutend vermehrt, und kommt es dann zur Bildung einer Ampulle, das heißt eines gemeinsamen Raumes, welcher sämtliche Porenkanäle aufnimmt. Aus diesem tritt der Steinkanal aus. Es existiert n u r dieser Zusammenhang zwischen Porenkanälchen und Steinkanal. Ebensowenig wie bei den Asteriden stehen die Kanälchen mit anderen Hohlräumen in Verbindung.

Das Epithel, welches die Oberfläche der Madreporenplatte überzieht, zeichnet sich durch nichts von den an den übrigen Körperstellen vorkommenden Zellen aus. Dasselbe gilt von dem die Porenkanälchen auskleidenden Epithel, dessen Zellen mit langen Wimpern versehen sind, einen gleichen Höhen- wie Breitendurchmesser besitzen.

Der Steinkanal beginnt mit einer Krümmung. Er stellt ein mehrfach gekrümmtes Rohr dar. Seine Innenfläche ist vollkommen glatt. Zu solchen Bildungen, wie sie die Asteriden zeigen — in das Innere hervorspringende Schneckenwindungen — kommt es bei keiner der von mir untersuchten Formen. E i n Unterschied in der Bildung des Innenepithels ist jedoch zu erwähnen, welcher von großer Bedeutung für die Frage nach dem Austausch des Seewassers zu sein scheint.

Das Epithel setzt sich beim erwachsenen Tiere zusammen aus feinen Zellen, welche einen spindeligen Kern besitzen, wie es Figur 2 auf Taf. XVI zeigt. Zu jeder Zelle gehört eine feine Wimper. Eine Cuticula ist nicht vorhanden, die Wimpern sitzen vermittels Fußstücken auf dem Zellleib [1]), wie ich früher für einige Epithelien der Echinodermen und dann FRENZEL [2]) für andere erwiesen hat.

1) Auf diese Verhältnisse konnte ich mich nicht näher einlassen, da ich nur an Schnitten den Steinkanal untersuchte und mir zunächst die Erforschung der anatomischen Verhältnisse am Herzen lag und ich das Eingehen auf feinste histologische Details beiseite lassen mußte.

2) FRENZEL, Zum feineren Bau des Wimperapparates, in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 28. 1886.

An der dem drüsigen Organ zugewendeten Seite ist eine Lücke in dem Wimperepithel, hier stehen im ganzen Verlauf des Steinkanals Zellen von durchaus anderem Bau (Spaerechinus granularis). Diese Zellen sind von gleicher Höhe wie Breite und besitzen einen kugeligen Kern in ihrer hellen Zellsubstanz. Wimpern oder Reste von solchen fand ich nicht vor; dennoch glaube ich, daß auch diese Zellen im Leben Wimpern tragen werden. Von welcher Bedeutung diese Längsleiste von kubischen Zellen für die Funktion des Wassergefäßsystems sein mag, darüber kann man verschiedener Meinung sein. Daß durch den Steinkanal und die Madreporenplatte nicht nur Wasser ein-, sondern auch ausgeführt werden kann, ist von vornherein anzunehmen, da die Poren stets geöffnet sind, und ich glaube, daß im Steinkanal stets eine nach außen und eine nach innen führende Strömung vorhanden ist und diese durch die Verschiedenheit im Epithel und der Wimperung vermutlicherweise zustande kommt.

Die Wandung des Steinkanals setzt sich außer dem Innenepithel noch aus einer Bindesubstanzschicht mit Kalkkörpern und einem äußeren Epithel zusammen, welches aus abgeplatteten Wimperzellen besteht. Es stimmen die Steinkanäle der verschiedenen Echinodermenabteilungen somit in der Zusammensetzung der Wandung aus den gleichen Schichten miteinander überein.

Der Wassergefäßring (Ringkanal) und die von ihm abgehenden Kanäle.

Der Steinkanal steigt, neben dem drüsigen Organ gelagert, nach dem Kauapparat herab, in seinem letzten Abschnitt dicht an der dorsalen Blutlakune verlaufend und mit dieser durch ein Mesenterium verbunden, wie Figur 3 auf Tafel XII zeigt. Zur Ergänzung dieser Figur diene Figur 2 auf derselben Tafel. Der Magendarm *MD* und der in dem Kauapparat liegende Schlund *Sch* ist längs durchschnitten. Mit *M* ist die dem Kauapparat aufliegende Membran bezeichnet, während dieser selbst nicht angegeben ist. Der Steinkanal mündet nun in den Ringkanal, welcher auf unserer Figur rechts und links vom Darme quer durchschnitten ist *quRk*. Oberhalb desselben verläuft der Blutlakunenring *quBLR*.

Das Epithel des Ringkanals, sowie aller seiner Verzweigungen setzt sich aus abgeplatteten Zellen zusammen, welche feine Wimpern

tragen. Es ist in allen Kanälen des Wassergefäßsystems dasselbe. Die Zellen selbst bleiben stets ungefärbt, und nur der Kern nimmt die Färbeflüssigkeit auf.

Vom Ringkanal gehen nun zunächst fünf Kanäle zu den Respirationsorganen, die als Polische Blasen bezeichnet werden, obgleich ihr Bau ganz abweicht von dem Bau, wie ihn diese Organe bei den Asteriden u. s. w. zeigen. Weiter steigen fünf Kanäle auf der Außenseite der Laterne herab, und zwar in der Mittellinie der Interpyramidalmuskeln gelegen, um durch die Auriculae durchzutreten und nun mit den Nervenstämmen parallel bis zu den Fühlern in den Ambulacren zu ziehen. Von diesen fünf Ambulacral-Wassergefäßen treten Äste in die Ampullen und die Füßchen. Ein Vertikalschnitt durch ein Ambulacrum zeigt folgendes Bild: Der Nervenstamm ist quer durchschnitten *RN* (vergl. Figur 1, Tafel XVI), er liegt in dem ambulacralen Schizocölraum $Sch^1 + Sch^2$. Nach außen von diesen, der Leibeshöhle zugewendet, ist das ambulacrale Wassergefäß ebenfalls quer durchschnitten gelegen *W*. Von diesem tritt je ein Ast bald rechts, bald links aus, begleitet in seinem Anfangsteil vom Schizocölraum. Dieser Ast tritt in die Ampulle *Amp* ein, die zu dem nur in seiner Basis gezeichneten Füßchen *F* gehört. Aus der Ampulle treten, wie LOVÉN zuerst beobachtet hat, zwei Gefäße aus (bei den Asteriden immer nur eins), um die Körperwand zu durchbrechen und unterhalb der Basis des Füßchens miteinander zu einem Hohlraum zu verschmelzen, welcher im Füßchen blind endet, wie Figur 1 auf Tafel XIV zeigt. Die Ampullen besitzen eine dünne Wandung. Außen wird dieselbe von dem Leibeshöhlenepithel überkleidet. Hierauf folgt eine dünne Bindesubstanzschicht und nach innen von dieser eine Ringmuskelschicht. Die glatten Muskelfasern sind untereinander verästelt und mehr oder weniger abgeplattet. Nach innen von dieser Muskelschicht liegt das wimpernde, aus Pflasterzellen zusammengesetzte Innenepithel.

Im Wassergefäßsystem der Echiniden, regulären wie irregulären, fehlen Ventile zum Abschluß der Flüssigkeit in den Füßchen, wie sie bei den Asteriden schon länger bekannt sind und ich sie bei den Holothurien (Synapta digitata) am Eingange in die Mundtentakel aufgefunden und beschrieben habe [1]).

An die Stelle dieser Ventile tritt bei den untersuchten Arten eine andere Einrichtung. Es sind Muskelfasern quer aufgespannt

1) Siehe Heft 1 dieser Beiträge.

zwischen je zwei benachbarten Wänden der Ampulle, welche einen Verschluß derselben bewirken können. Leydig[1]) war es, der zuerst auf diese Bildungen aufmerksam gemacht hat. Er fand in den Ampullen der Füßchen von Echinus esculentus diese auch von ihm als echte Muskelfasern angesehenen Fasern. Diese leicht zu bestätigenden Angaben sind, wie so viele andere (vergl. das über die Blutlakunen und den Steinkanal Gesagte), von Hoffmann[2]) in Abrede gestellt worden. Ludwig[3]) fand bei seinen Untersuchungen über die Crinoiden ähnliche Bildungen und bestätigte auch die Leydig'schen Angaben.

An den Ampullen der jungen Tiere (bis 1 cm Durchmesser) sind zwischen den beiden parallelen Wänden der Ampullen einzelne Muskelfäden ausgespannt, welche stets vom Epithel überkleidet werden, oder aber es sind die Muskelfasern zu mehreren verbunden, und dann zeigt sich eine parallele Anordnung derselben, so daß sich dann beide Bänder zwischen den beiden abgeplatteten Seitenwänden ausspannen. An den Ampullen der erwachsenen Tiere sieht man durchbrochene Wände zwischen den beiden Seitenflächen stehen, welche durch Verschmelzung der Muskelfasern entstanden sind. Hier zeigt es sich am deutlichsten, daß das Epithel, welches die Ampullenwandungen innen überzieht, auch auf diese durchbrochenen Verbindungsbrücken sich fortsetzt, und daß selbst die dünne Bindesubstanzschicht der Ampullenwandung in diese Brücken übertritt und in Gestalt einer dünnen Lamelle mit Fasern und Zellen gleichsam die Axe bildet, welcher auf beiden Seiten die Muskelfasern aufliegen. Letztere sind deutlich durch die Färbung von den feineren Fibrillen der Lamelle zu unterscheiden.

Die gleichen, wie Stricke ausgespannten Muskelfasern fand ich in den Füßchen vor, wie ich bei der Beschreibung derselben auseinandergesetzt habe. Auch bei den Spatangiden habe ich ähnliche Bildungen in den pinselförmigen Füßchen angetroffen und werde ich diese weiter unten zu beschreiben haben.

An dieser Stelle würden die verschiedenen Formen der Füßchen, in denen bekanntlich Aste des ambulacralen Wasser-

---

1) Leydig, Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre, in: Müller's Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1854.

2) Hoffmann, Zur Anatomie der Echiniden und Spatangen, in: Niederländ. Archiv für Zoologie. Bd. 1. 1871. pag. 77.

3) Ludwig, Beiträge zur Anatomie der Crinoideen, in: Morpholog. Studien. Bd. 1. pag. 17.

gefäßes eintreten, zu beschreiben sein. Ich habe ihren Bau jedoch besser zu schildern geglaubt da, wo ich das Nervensystem derselben darstellte, weshalb ich hier auf dieses Kapitel verweise.

Die Respirationsorgane.

1) Die fünf Anhangsorgane auf der Oberfläche des Kauapparates.

Betrachtet man die Laterne von oben, so sieht man zwischen je zwei Bogenstücken, also in den Radien der Zähne gelegen, und zwar in den von den fünf Muskeln begrenzten Räumen, bläschenförmige Gebilde liegen, welche durch einen Kanal mit den um den Anfangsteil des Magens konzentrisch verlaufenden beiden Gefäßen in Zusammenhang zu stehen scheinen. Die Farbe dieser Organe ist eine verschiedene bei den einzelnen Arten. Die Gebilde haben je nach den Pigmenten, welche in Zellen abgelagert sind, bald einen gelben, bald mehr bräunlichen Ton. An den Spiritusexemplaren ist ihre Farbe meist schmutzigweiß. (Vergl. Figur 3 auf Tafel XII, Oberflächenansicht des Kauapparates.)

Am stärksten ausgebildet sind diese Organe bei Echinus acutus und E. melo, ebenso bei Sphaerechinus granularis. Vorhanden sind sie bei allen Echiniden, die ich aus dem Mittelmeere untersuchte. Zuerst hat Valentin [1]) diese Organe abgebildet und kurz beschrieben. Bei Tiedemann [2]) finde ich sie überhaupt nicht erwähnt.

Teuscher [3]) beschreibt dann genauer diese Gebilde als Polische Blasen. Unter diesem Namen werden sie auch von Koehler [4]) aufgeführt. Mit den Polischen Blasen, wie sie bei den übrigen Echinodermenklassen auftreten, haben diese Organe nichts zu thun. Ihr Bau ist ein vollkommen abweichender und weit komplizierterer als der der Polischen Blasen.

Die Angaben von Teuscher basieren auf Injektionspräparaten. Es gelang ihm, diese Organe vom Ringkanal aus zu füllen. „An gut injicierten Exemplaren sieht man, daß nicht das ganze Organ sich füllt, sondern nur vom Stiel aus zwei bis drei enge Kanäle

---

1) Valentin, a. o. O.
2) Tiedemann, a. o. O.
3) Teuscher, Echiniden, p. 523.
4) Koehler, a. o. O.

Farbstoff einlassen, welche sich sehr fein baumartig verästeln, aber ohne die Peripherie zu erreichen.“ Es sind das die feinen Verzweigungen des Wassergefäßes; jene der Blutlakunen sind TEUSCHER unbekannt geblieben. Indem TEUSCHER weiter auf die Funktion dieser Organe zu sprechen kommt, setzt er auseinander, daß wir es mit verkümmerten Polischen Blasen zu thun hätten, die „als Reservoir für den Inhalt des Ambulacralsystems zu dienen“ nicht mehr fähig wären.

Der letzte Beobachter unserer Organe ist KÖHLER[1]). Ihm ist es nicht entgangen, daß sowohl Blutlakunen vom Blutlakunenring als auch Gefässe vom Ringkanal in diese Gebilde münden, und glaubt er in ihnen eine Kommunikation beider Systeme, des Blut- wie Wassergefäßsystemes, erkennen zu können. In Figur 31 auf Tafel X bildet dieser Forscher einen Schnitt durch unser Organ ab, ohne jedoch irgend welches Epithel, welches sich in den Gefäßen der Hohlräume findet, welche mit dem Ringkanal kommunizieren, anzugeben. In der Beschreibung kommt er zu dem Endresultat, daß der Bau dieser Polischen Blasen, wie er ebenfalls diese Organe benennt, gleich sei dem Bau der ovoiden Drüse (dem Herzen VALENTIN's, HOFFMANN's). Somit ist auch ihm der eigentliche Bau dieser Organe entgangen, ohne dessen Kenntnis überhaupt ein Schluß auf die Funktionen derselben unmöglich ist. — Ich verweise zur Orientierung auf Figur 2, Tafel XII, welche einen Längsschnitt durch Magendarm und Schlund, Ringkanal *RK*, Blutlakunenring *BLR*, Steinkanal *StK* und unser Organ *L* wiedergiebt. Die Laterne, auf deren oberer Membran in der angegebenen Lage unser Organ liegt, ist in ihrem unteren Teile weggelassen worden. Während die nach oben gekehrte Fläche des Organes annähernd glatt erscheint, ist die untere mehrfach gelappt und zeigt bläschenartige Auftreibungen. Ein großer Hohlraum im Innern des Organs steht mit diesen kleineren Aussackungen in Verbindung. Wie aus der Figur hervorgeht und wie aus Querschnittsserien bezeugt wird, geht vom Ringkanal des Wassergefäßsystemes ein Kanal in das Organ, welcher mit dem Hauptlumen desselben in Verbindung steht. Von diesem gehen kleinere Astchen zu den einzelnen traubenartigen Aussackungen. Das Epithel, welches im Ringkanal sich findet, setzt sich fort in unser Organ und kleidet sämtliche bisher beschriebenen Hohlräume aus. Die Zellen besitzen Wimpern, von denen Fragmente an Schnittpräparaten noch teilweise erhalten

1) KOEHLER, Echinides des côtes de Provence, pag. 77.

sind. Weiter trifft man dieselben Wanderzellen an, welche im Wassergefäßsystem auftreten. Sie liegen oft zu Ballen gehäuft in den beerenartigen Ausstülpungen. Zwischen ihnen ist ein braunkörniges Pigment in ziemlicher Menge angesammelt. Dieses ist es, welches dem Organ die eigentümliche Farbe mitgiebt im Verein mit der Blutflüssigkeit, auf welche ich sogleich zu sprechen komme.

Die besonders verdickte obere Wandung des Organes zeigt in seiner Bindesubstanzschicht ein System von Lakunen und Hohlräumen, welche sämtlich miteinander und durch eine Lakune mit dem Blutlakunenring in Verbindung stehen. Die geronnene Blutflüssigkeit läßt sich bei prall angefülltem Lakunenring aufs deutlichste in der Wandung unseres Organes verfolgen. Zottenförmige Erhebungen, mit derselben erfüllt, ragen in die Hohlräume hinein, welche vom Ringkanal und Steinkanal aus gespeist werden. Zahlreiche Blutwanderzellen sind in der geronnenen, mit neutralem Karmin rosa tingierten Flüssigkeit zerstreut.

Die Wandung des Organes besteht aus einer dasselbe überziehenden Epithelschicht, dem Cölomepithel, und der Bindesubstanzschicht, in welcher sich die Lakunen finden. Irgendwelche Verkalkungen treten nicht auf, und bietet diese Zellschicht mit ihren wenigen Spindelzellen und Fasern nichts von Belang.

Fragt man nun nach der Bedeutung dieser fünf Anhangsorgane, so ist die zunächst liegende Erklärung wohl die, an Respirationsorgane zu denken. Eine solche Annahme will ich zu begründen suchen. Von außen her wird durch die Madreporenplatte, deren Poren stets geöffnet sind und überhaupt nicht verschlossen werden können, Wasser aufgenommen und in den Steinkanal geleitet. Dieser mündet in den Ringkanal, welcher der Laterne aufliegt. Es gelangt also das frische Seewasser zunächst in diesen Kanal und von hier aus durch die engen Kanälchen in unsere fünf Organe. Hier bespült das Wasser die zottenförmigen Bildungen, welche in den Haupthohlraum hineinragen. In diesen Zotten cirkuliert die Blutflüssigkeit, welche ihrerseits aus dem Blutlakunenring, der oberhalb des Ringkanals verläuft, in die Organe Zutritt erlangt hat. Die regenerierte, mit Sauerstoff versehene Blutflüssigkeit hat man sich dann wieder, aus dem Lakunenring austretend, cirkulierend zu denken.

Somit würde diesen Organen eine Funktion zukommen, wie sie bei einem Teil der Holothurien die Wasserlungen ausüben, in welche durch das Rectum Seewasser gelangt und mit der Blut-

flüssigkeit durch die große Menge der sich auf ihnen ausbreitenden Lakunen in Berührung kommt.

Daß auch ein reger Austausch zwischen den Wanderzellen des Blutsystems einerseits und denen des Wassergefäßsystems stattfindet, ist bei der amöboiden Bewegung derselben wohl anzunehmen (vergl. Fig. 4 auf Taf. XII).

Die Ambulacralkiemen.

Als Respirationsorgane deutet man seit langer Zeit die Ambulacralkiemen, Anhänge der äußeren Mundhaut. Diese Organe finden sich als fünf Paar dendritisch verzweigte, hohle Gebilde um die Mundöffnung kreisförmig angeordnet vor. Sie sind als Ausstülpungen der gesamten Körperwand anzusehen und morphologisch wie physiologisch gleich zu setzen den Kiemenbläschen auf dem Rücken der Asteriden.

Sowohl Tiedemann [1]) als delle Chiaje [2]) kannten diese Organe; näher beschrieben wurden sie erst später von Valentin [3]) und Erdl [4]). Beide Forscher geben Abbildungen derselben. Erdl's Angaben sind sehr ausführlich. Er beschreibt jede der fünf in gleichen Abständen sitzenden Kiemen als Säckchen, welches auf der Haut sich erhebt und einzelne cylindrische Fortsätze treibt, welche sich dendritisch verzweigen. „Das Säckchen ist sehr dick und fleischig und mit vielen kleinen Warzen an der Oberfläche bedeckt.“ Wenn er aber annahm, daß diese Organe mit dem Ringgefäß in Zusammenhang ständen, so war er hierin im Irrtum, wie Valentin zuerst zeigte.

Im folgenden will ich eine Darstellung des feineren Baues geben, wie er auf Schnitten sich zeigt (speciell von Echinus acutus). Die Höhlungen in den Kiemenbäumchen stehen in offener Kommunikation mit der Leibeshöhle, und das Wimperepithel, welches sich in dieser findet, kleidet auch die Hohlräume der Kiemen aus. Die äußere Fläche wird von dem allgemeinen Körperepithel über-

---

1) Tiedemann, Anatomie der Röhrenholothurie des pomeranzenf. Seesternes und Steinseeigels. Landshut 1816.

2) delle Chiaje, Memorie, Vol. 1.

3) Valentin, Monographie d'Echinodermes: l'anatomie du genre Echinus. Neuchatel 1842.

4) Erdl, Über den Bau der Organe, welche an der äußeren Oberfläche der Seeigel sichtbar sind. Wiegmann's Archiv 1842. Achter Jahrg. Erster Band, p. 45.

zogen und besitzt lange Wimpern. Eine Muskulatur fehlt diesen Organen vollständig. Die Wandungen setzen sich vielmehr nur zusammen aus dem äußeren Wimperepithel, der Bindesubstanzschicht und dem inneren Wimperepithel. Die Dicke der Wandungen ist sehr verschieden, am stärksten natürlich an den basalen Teilen, so am Hauptstamm, welcher der Mundhaut direkt aufsitzt. Dementsprechend sind auch die einzelnen Schichten sehr verschieden ausgebildet. Figur 12 auf Tafel XI giebt von einem Längsschnitt durch die Wandung einen Teil wieder, und zwar rührt der Schnitt von einem der größeren Äste her. Das äußere Wimperepithel *ep* setzt sich aus langen, feinen, haarförmigen Zellen zusammen, welche einen kugeligen bis ovalen Zellkern tragen, welcher bald mehr der Peripherie, bald mehr der Basis genähert liegt. Zwischen diesen Zellen liegen eiförmige, mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllte Zellen, die Wanderzellen *Ks*. Sie drängen die Epithelzellen auseinander und liegen entweder ganz peripher, oder mehr in der Tiefe. Da die Bindesubstanzschicht über und über von ihnen erfüllt wird, so wandern sie wahrscheinlich aus dieser in das äußere Epithel, um vielleicht von hier nach außen zu gelangen. Es stimmen diese Körnerzellen ganz überein mit den früher bei den Holothurien beschriebenen Wanderzellen sowie mit den im drüsigen Organ in Mengen vorkommenden Gebilden. Die stark lichtbrechenden Körner färben sich mit Karmin nicht, nur die zwischen ihnen liegende Zellsubstanz nimmt einen rötlichen Ton an. Mit Anilinfarben behandelt, tingieren sich die Körner sofort, so mit Anilingrün ziemlich dunkel, während der Kern von kreisrundem Umriß einen tieferen Ton erhält.

Die Bindesubstanzschicht enthält Kalkkörper, ein gitterartiges Skelett, welches VALENTIN geschildert hat[1]). Reste desselben sind in der Figur mit angegeben. Zwischen diesen Kalkstücken und dem äußeren Epithel ist die Bindesubstanzschicht am meisten durchsetzt von den Körnerzellen, die je nach ihrem Bewegungszustand bald kuglig, oval oder mit stumpfen Fortsätzen versehen sind. Diese Lage der Bindesubstanz enthält Zellen und wenig Fasern. In der im Leben flüssigen Intercellularsubstanz bewegen sich die Körnerzellen. Oft trifft man sie in großen Trupps nebeneinander liegend.

Das Innenepithel ist teilweise in Falten gelegt, wie die Figur zeigt, und sind seine Wimperzellen mit länglichen, stiftförmigen

1) A. o. O.

Kernen in den größeren Hohlräumen der Kiemen versehen, während in den Enden die Kerne oval oder kugelig gebildet sind.

Die Hohlräume selbst sind erfüllt von unregelmäßig geformten Zellen *wz*, die sich durch ihre glashelle Zellsubstanz auszeichnen. Nur der Kern färbt sich mit Karmin, die Zelle selbst bleibt ungefärbt. Die Zellen stimmen überein mit denen, wie sie in der Leibeshöhle beschrieben werden, und sind von den Körnerzellen mit Leichtigkeit zu unterscheiden.

Kapitel 4.

Die Bluträume (Spaerechinus granularis).

Zu den Bluträumen rechne ich die Schizocölbildungen in der Leibeswand, welche bisher teils bekannt, teils unbekannt waren. Das letztere gilt von dem großen Schizocölsinus, welcher den Anfangsteil des Steinkanales umgiebt und das Ende des drüsigen Organes (vergl. Herz) umschließt, sowie von den fünf zu den Geschlechtsorganen ziehenden Räumen. Hierher gehört weiter der ringförmig verlaufende Hohlraum am Schlund, in welchen die fünf paarigen radiären Längskanäle münden.

Außer diesen Bildungen besteht ein geschlossenes Blutlakunensystem, welches sich zusammensetzt aus den Lakunen des Darmes, dem analen Lakunenring und dem Lakunenring, welcher dem Anfangteil des Magens aufliegt. In diesen Lakunen trifft man die Blutflüssigkeit mit Zellen an, während in den oben genannten Bildungen die Zellen in Form und Bau dieselben sind, aber die Flüssigkeit eine abweichende ist.

Die Blutlakunen des Darmes sind mit bloßem Auge wahrnehmbar und daher schon frühzeitig beschrieben worden. Das Vorhandensein eines Blutlakunenringes hingegen wurde bald als erwiesen angenommen, bald wieder bezweifelt, bald aber wurde der Ringkanal des Wassergefäßsystems mit demselben verwechselt.

Bei Tiedemann [1]) wird ein Lakunenring oberhalb der Laterne nicht erwähnt, während Valentin [2]) einen arteriellen und venösen

1) Tiedemann, Anatomie des Steinseeigels, 1816.

2) Valentin, Anatomie du genre Echinus, in: Monographies d'Echinodermes par L. Agassiz.

Schlundring beschreibt. JOH. MÜLLER [1]) hat bereits gezeigt daß der letztere in keinem Zusammenhang steht mit den Darmlakunen, sondern der Wassergefäßring ist.

Bei HOFFMANN [2]) tritt eine Verschmelzung des Blutlakunen- und Wassergefäßsystems ein. In seiner kurzen Abhandlung über dasselbe, welche als Nachtrag zu seiner größeren Arbeit über die Echiniden folgt, nimmt er einen Teil seiner früheren Angaben zurück und stellt das Vorkommen eines Blutlakunenringes in Abrede. Es komme nur ein Gefäßring vor, welcher dem Wassergefäßsystem zugehöre, und in diesen sollen die Darmlakunen münden! Dann wird ein Gefäß beschrieben, dem das Herz eingeschaltet ist, und dieses soll der Steinkanal sein! Was man früher als Steinkanal deutete, wäre jedoch nur eine bandartige Verdickung des Mesenteriums! Diese Resultate, welche noch weniger wiedergeben, als mit bloßem Auge zu sehen und zu erkennen ist, sind völlig unbrauchbar, und ist der Fortschritt, den TEUSCHER's Arbeit bedeutet, gegen HOFFMANN's Mitteilungen nicht hoch genug zu veranschlagen. TEUSCHER [3]) giebt im großen und ganzen die Anordnung der Lakunen, das Vorhandensein eines Blutlakunenringes, welcher oberhalb des Wassergefäßringes gelegen ist, richtig an, während er den feineren Bau unberücksichtigt läßt. KOEHLER hat seine Angaben durch neue Abbildungen erläutert und bestätigt.

Die Laterne wird von einer Membran umhüllt, welche nach außen überzogen wird von dem wimpernden Cölomepithel. Dieser Membran *M* in Fig. 2, Taf. XII liegt zunächst auf der Wassergefäßring, oder Ringkanal und auf diesem der Blutlakunenring *quBLR*, welcher auf dem Längsschnitt quer durchschnitten ist. Keiner der beiden ringförmig verlaufenden Gebilde liegt dem Darm an; beide sind durch einen ansehnlichen Zwischenraum von demselben getrennt (Fig. 2, Taf. XII). Ungefähr einander gegenübergelegen mündet die dorsale wie ventrale Darmblutlakune ein. Als dorsale Darmblutlakune *DBL* bezeichne ich im Anschluß an TEUSCHER [3]) die an der äußeren Seite des Darmes verlaufende, am Magen neben dem Steinkanal emporsteigende Lakune, während

1) JOH. MÜLLER, Siebente Abhandlung in: Abhandlungen der Akad. Berlin.

2) HOFFMANN, Niederländ. Archiv, Bd. 1 Über das Blutgefäßsystem der Echiniden.

3) TEUSCHER, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen, Echiniden, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10. 1876. pag. 517.

die an der inneren freien Seite des Darmes gelegene Darmlakune als ventrale *VBL* zu benennen ist, um den Ausdrücken wie Darmarterie und Darmvene TIEDEMANN's aus dem Wege zu gehen.

Verlauf der dorsalen Blutlakune. Um den Verlauf dieser Lakune darzustellen, wie ich denselben abweichend von meinen Vorgängern durch Schnittserien gefunden habe, ist Fig. 3, Taf. XII zum Vergleich heranzuziehen, welche die Verhältnisse bei Sphaerechinus granularis wiedergiebt. Aus dem Blutlakunenring *BLR* entspringt die dorsale Darmlakune, dem Magendarm anliegend und mit diesem durch ein Mesenterium verbunden. Neben ihr erhebt sich der Steinkanal *St-K.* Der Magen zieht eine Strecke senkrecht empor dem After zugewendet, um dann umzubiegen und nach einigen Windungen in den Dünndarm überzugehen. Die dorsale Blutlakune begleitet den Magendarm bis zu dieser Umbiegung und geht hier eine Verzweigung ein. Ein Teil setzt sich am Magendarm weiter fort, während ein Teil der Lakune zum drüsigen Organ aufsteigt, um sich auf der Oberfläche desselben zu verzweigen.

Diese Verzweigungen und Verästelungen kann man bei schwacher Vergrößerung bereits erkennen. Die den Magendarm weiter begleitenden Lakunen gehen an der Einmündung desselben in den Dünndarm *DD* auf letzteren über, und stellt die oft gering entwickelte dorsale Lakune desselben vor. Sie läßt sich in ganzer Ausdehnung des Dünndarmes verfolgen und verläuft auf dem Rectum in gleicher Weise.

Verlauf der ventralen Blutlakune. Die ventrale Blutlakune ist in ihrer ganzen Ausdehnung stärker entwickelt als die dorsale. Sie entspringt aus dem Blutlakunenring und läuft senkrecht empor am Magendarm, an demselben durch ein Band angeheftet. Diese Lakune macht, wie die ihr gegenüberliegende dorsale, die Umbiegung des Magendarmes mit bis zum Übergang desselben in den Dünndarm. Hier findet folgende Änderung in ihrem Verlaufe statt. Die ventrale Blutlakune setzt sich fort auf den Nebendarm und verläuft, diesem eng anliegend. Auf Schnittserien, welche durch Dünn- und Nebendarm gelegt sind, trifft man zwischen beiden ersteren nur sehr feine, äußerlich nicht erkennbare Lakunen an, während von der ventralen Lakune in die Wandung des Nebendarmes die Blutflüssigkeit unbehindert eindringen kann und sich in der Bindesubstanzschicht der Darmwandung in feinen und feinsten Lakunen und Spalten verzweigt. (Vergl. Fig. 3, Taf. XII.)

D e r f e i n e r e B a u d e r D a r m b l u t l a k u n e n. Bisher habe ich den Namen Blutgefäße mit Absicht vermieden, da das, was wir bei den Echiniden in Gestalt von Gefäßen am Darm verlaufen sehen, Hohlräume und Lakunen sind, welche einer festen Wandung, eines Endothelbelages entbehren. Nur im Verlaufe der ventralen Lakune am Magendarm ist oft e i n Lumen vorhanden; doch wird auch dieses von Bindegewebssträngen und Balken durchzogen. Da wo der Darm an einem Mesenterium befestigt wird, stellen sich die Lakunen (es kommt hier die dorsale im ganzen Verlaufe des Darmes in Betracht) als Lücken in der Bindesubstanz des Mesenteriums dar. — Fig. 4, Taf. XIII zeigt ein Querschnittsbild durch die ventrale Lakune. Die Wandung besteht aus einer dünnen Lage Bindesubstanz und einem Epithelüberzug von abgeplatteten Wimperzellen, dem Cölomepithel. Die Bindesubstanz ist nur gering ausgebildet. Zum größten Teil längsverlaufende Fasern sind in derselben zu erkennen. Ein Längsschnitt durch dieselbe läßt diese Fasern mit ihren Spindelzellen deutlicher hervortreten. Sobald die Bindesubstanz stärker entwickelt ist, durchzieht sie in Strängen den Hohlraum oder Membranen spannen sich aus, und dann ähnelt das Bild jenem, welches die dorsale Lakune zeigt. Bei Spaerechinus granularis ist meist ein Hohlraum vorhanden, bei Echinus acutus deren mehrere. Ein Längsschnitt durch dieselbe giebt einen Einblick, wie diese Hohlräume sich zu einander verhalten. Man sieht, wie sie untereinander kommunizieren, indem der eine in den anderen einmündet, daß also hier ein System von längsverlaufenden, sich verzweigenden Lakunen besteht, welche eines Endothelbelages entbehren. In der Bindesubstanz treten außer den schon aufgezählten Zellen Wanderzellen auf, deren Zellsubstanz fein granuliert erscheint.

D e r B l u t l a k u n e n r i n g zeigt uns dieselbe Bildung. In ringförmig verlaufenden, miteinander kommunizierenden und sich verästelnden Lakunen und Lücken in der Bindesubstanz bewegt sich die Blutflüssigkeit.

Ältere Beobachter haben eine Bewegung der Blutlakunen beschrieben. So spricht TIEDEMANN[1]) von Kontraktionen und Expansionen, welche er an den ventralen Blutlakunen (seinem Gefäßstamm des inneren Randes des Darmkanals) wahrgenommen hat. Die Bewegungen habe ich an lebenden Seeigeln (besonders wählte

1) TIEDEMANN, a. o. O.

ich die großen Spaerech. granul.), denen rasch die Schale geöffnet wurde, oft beobachten können. Es besitzen sämtliche Lakunen in ihrer Wandung Muskelfasern, mit Hilfe deren die Blutflüssigkeit cirkuliert. In der Wandung der beiden Lakunen, solange sie im Magendarm verlaufen, ist die Muskulatur gering entwickelt und wird hier durch eine besondere Muskulatur, die ich weiter unten besprechen werde, unterstützt. Die Muskulatur in der Wandung der Darmlakunen besteht aus längsverlaufenden (mit der Längsaxe der Lakunen parallel gelegenen) Muskelfasern von glattem Bau. Die Muskelschicht — die Fasern, welche streng parallel zu einander verlaufen, sind in einer Lage angeordnet — liegt stets unterhalb des Außen-(Cölom-)Epithels. Am erwachsenen Echinus liegt jeder Faser ein länglich-ovaler Kern auf, welchen ein Rest von Zellsubstanz umgiebt.

Die ventrale Lakume des Dünndarmes, welche centralwärts vom Nebendarm liegt, besitzt eine besonders kräftig entwickelte Muskelschicht, welche direkt übergeht in die entsprechende des Nebendarmes.

Bereits oben erwähnte ich Muskelfasern, welche die gering entwickelte Muskulatur in der Wandung der beiden Lakunen, solange sie am Magendarm verlaufen, verstärken. Beide Lakunen liegen, wie bekannt, dem Magen nicht unmittelbar auf, sondern sind auf einer Längsleiste des Magens angeheftet, welche sich als eine Verdickung und Hervorwölbung *hv* der Bindesubstanzschicht kundgiebt. (Vergl. Fig. 4 auf Tafel XIII.)

In dieser Längsleiste verlaufen, in Bündeln stehend, Längsfasern von besonders kräftigem Bau.

Blutflüssigkeit und Zellen.

Die Blutflüssigkeit der Darmlakunen hat eine gelbliche (Sphaerechinus) Färbung und gerinnt alsbald nach dem Austritt aus den Lakunen. Da sie in konserviertem Zustande sich färbt und mit Karmin behandelt einen hellroten Ton annimmt, ist sie leicht zu erkennen und selbst in den feinsten Verzweigungen und Lücken in der Bindesubstanz des Darmes oder der Mesenterien aufzufinden.

Die Blutzellen lassen sich durch ihren hellen, mit Karmin u. s. w. nicht tingierbaren Zellleib leicht erkennen. Sie haben

eine unregelmäßig rundlich-ovale Gestalt und sind im Leben amöboid beweglich. Ihre Zellsubstanz macht den Eindruck, als wäre sie völlig homogen, nur um den Zellkern ist (an konserviertem Material) eine Anhäufung einer fein gefärbten Masse wahrzunehmen, welche in Gestalt feinster Fasern hier und da zu verfolgen ist. Der Kern von kreisrunder Gestalt zeigt stets einen Nucleolus. Die Größe der Zellen beträgt zwischen 0,008 und 0,01 mm, der Kern mißt 0,003 mm (Fig. 18, Taf. XI).

Die Blutzellen finden sich in der Flüssigkeit zerstreut an. In besonders großer Anzahl kommen sie in keinem Abschnitt der Lakunen vor, sondern sind überall zerstreut anzutreffen.

Außer diesen Zellen werden noch Wanderzellen (aber sehr selten!) in den Lakunen angetroffen von der Gestalt, wie sie in der Bindesubstanzschicht vorkommen. Ihr Leib ist größer, der kreisrunde Kern nur 0,002 mm groß. Der Zellleib zeigt eine netzförmig ausgebreitete Substanz. Zwischen den Maschen des Netzwerkes liegen stark lichtbrechende Körner. Es gleichen diese Zellen in allen Stücken den bei Holothurien vorkommenden, als Plasmawanderzellen beschriebenen Elementen.

In den Längskanälen, sowie überhaupt in allen Schizocölräumen kommen die gleichen hellen Zellen vor. Einen Unterschied zwischen ihnen und den in der Blutflüssigkeit vorhandenen konnte ich nicht feststellen.

Der Schizocölraum am After und der anale Blutlakunenring.

Die Angaben über das Vorhandensein eines analen Blutlakunenringes sind sehr verschiedener Natur. Nach den neuesten Unsersuchungen von KOEHLER[1]) fehlt ein solcher den Echiniden. TIEDEMANN[2]) beschreibt jedoch bereits „ein kreisförmiges Gefäß, welches die innere Fläche der Schale umgiebt, da wo der Mastdarm in die obere Öffnung der Schale eindringt, um sich nach außen zu öffnen". Von VALENTIN[3]) wird diese Beobachtung bestätigt. HOFFMANN[4]) bestreitet energisch alle die genannten

1) KOEHLER, Sur les Echinides etc.
2) TIEDEMANN, Anatomie des Steinseeigels, pag. 97.
3) VALENTIN, Monographie des Echinides etc.
4) Niederl. Archiv f. Zoologie. Bd. 1. pag. 184.

Angaben, da er weder einen analen noch oralen Blutlakunenring gesehen hat. Die Angaben HOFFMANN's bedeuten, was Wasser- und Blutgefäßsystem anlangt, überhaupt einen Rückschritt, da er selbst das, was mit bloßem Auge bereits kenntlich ist, in Abrede stellt. In kurzer Bemerkung wurde von GREEFF [1]) HOFFMANN's Behauptung als irrig zurückgewiesen. Nach diesem Forscher ist ein weiter, sinuöser Ring vorhanden. PERRIER [2]) ist später zu demselben Resultat gekommen. TEUSCHER [3]) hat sich selbst nicht von dem Vorhandensein eines Analringes überzeugen können, was bei seinem Untersuchungsobjekt — Echinus esculentus — nicht wunder nehmen kann, da bei dieser Form der Ring weniger gut ausgebildet und äußerlich erkennbar ist.

Meinen eigenen Beobachtungen will ich vorausschicken, daß das Gebilde, welches GREEFF etc. gesehen haben, nicht ein Blutgefäßring ist, sondern einen sinuösen Hohlraum, ein Schizocölgebilde darstellt, in dessen Wandung und Lumen der eigentliche Blutlakunenring verläuft.

Zur Untersuchung eignet sich besonders gut Echinus microtuberculatus oder Arbacia pustulosa [4]). Bei beiden ist der Schizocölraum *S* stark ausgebildet. Figur 4 auf Tafel VI zeigt die innere Seite des Scheitelpoles eines Echinus microtuberculatus. Mit *AG* sind die fünf Ausführgänge der Geschlechtsorgane, mit *N* die fünf Nervenstämme bezeichnet.

Der Schizocölraum verläuft nach außen gelegen von einem Kalkring; in den von diesem begrenzten Innenraum mündet das Rectum. An diesem Kalkring setzen sich die den Enddarm befestigenden Mesenterien an (in Fig. 4, Taf. VI u. Fig. 5 mit M^1 bez.).

Lage und Bau der Blutlakune ist nur an Schnittpräparaten genau zu ersehen. Man entkalkt die Analseite des Seeigels, am besten in Chromsäure von 1 : 400. War der Seeigel vorher in Alkohol genügend gehärtet, so bleiben auf diese Weise auch die Gewebe gut erhalten. Nach der Chromsäurebehandlung färbt man

1) GREEFF, Marburger Sitzungsberichte 1872. Nr. 11. Seite 163 Anm.

2) PERRIER, Recherches sur l'appareil circulat. des oursins, in: Ann. zoolog. expér. Bd. 4. p. 605.

3) TEUSCHER, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10. Suppl. pag. 517.

4) Bei Dorocidaris papillata besitzt der Schizocölring eine Breite von 2 mm; bei Centrostephanus longispinus ist er ebenfalls sehr leicht aufzufinden und von außerordentlicher Breite.

mit neutraler Karminlösung, welche in kürzester Zeit eine genügende Färbung bewirkt.

Ein Vertikalschnitt, welcher durch die Analplatten geht, zeigt diese durchschnitten und unterhalb derselben das Rectum auf dem Schnitt getroffen (in der Figur 5, Taf. VI nur zur Hälfte dargestellt). Das Rectum wird an dem oben erwähnten Kalkring, einem Vorsprung oder, besser gesagt, ringförmigen Verdickung, durch Mesenterien M^1 M^2 angeheftet. Lateralwärts zeigt sich unser Schizocölraum [1]) quer durchschnitten. Denkt man sich das Rectum vervollständigt und die Figur nach links hin weiter ausgeführt, so würde zunächst ein Mesenterium getroffen sein, und darauf der anale Schizocölraum in gleicher Weise, da er ja konzentrisch zum After verläuft [2]). In der Wandung dieses Schizocölraumes, welche aus Bindesubstanz besteht, welcher außen das Cölomepithel aufliegt, verläuft der anale Blutlakunenring *ABR*. Den Schizocölraum könnte man, anschließend an ähnliche oder gleiche Bildungen bei Asteriden, als Perihämalraum bezeichnen, zumal an bestimmten Stellen die Blutlakunen in der That in das Innere des Schizocölraumes zu liegen kommen.

Ausgekleidet erscheint dieser Sinus von endothelialen Zellen. Die Blutlakunen stellen sich dar als Lücken und Spalträume in der Bindesubstanzschicht der verdickten Wandung und sind mit der geronnenen Blutflüssigkeit prall angefüllt. Zwischen je zwei Ausführgängen der Geschlechtsorgane ist die Gestalt der Blutlakunen meist eine solche, wie sie Figur 5 wiedergiebt. Da jedoch, wo die Ausführgänge (in Figur 6, Tafel VI der Ovidukt *AG*) an den Schizocölring herantreten, tritt eine Anderung in der Gestalt ein. Ein Teil kommt in das Innere zu liegen, und so wird hier der Schizocölraum zum echten Perihämalraum, während ein anderer Teil sich abzweigt und in der Wandung des Ausführganges verläuft, um sich in den einzelnen Schläuchen der Geschlechtsorgane zu verzweigen. Unmittelbar nach der Abgabe der Aste an den Ausführgang verstreicht der in das Lumen des Schizocölringes hineinragende Teil, und es liegen die Lakunen in der Weise in der Wandung, daß sie nach außen wie nach innen gleichmäßig hervorragen.

---

1) Die Begründung, daß es sich um einen solchen, und nicht um einen zur Leibeshöhle gehörigen Raum handelt, folgt unten bei der Schilderung der Entstehung der Geschlechtsorgane.

2) Um Raum zu sparen, ist dieser Teil der Figur weggelassen worden.

Der konzentrisch verlaufende Schizocölsinus wird an einer Stelle durchsetzt vom Steinkanal, und hier besteht ein Zusammenhang zwischen den peripher gelegenen Blutlakunen des drüsigen Organes und dem analen Blutlakunenring. Die ersteren gehen über in die des letzteren (vergl. Figur 3 auf Tafel XVI). Eine weitere Kommunikation besteht zwischen den Rücken- und Bauchlakunen des Rectums.

Die Lakunen am Rectum nehmen, je näher dasselbe dem After kommt, ab, und erhält man oft Bilder, auf denen es aussieht, als ob die Lakunen einfach verstrichen. Dennoch gelang es mir, in den das Rectum befestigenden Aufhängebändern Blutflüssigkeit nachzuweisen, welche in Zusammenhang stand mit dem Ende des in der Wandung des Schizocölringes verlaufenden Lakunenringes. (Am besten orientiert man sich über diesen schizocölen Ringsinus mit seinem analen Blutlakunenring, über die Lage des Rectums und des Steinkanales durch Betrachtung der schematischen Figur 3 auf Tafel XVI, welche einen Längsschnitt durch die Analgegend wiedergiebt. *Schiz R* analer Ringsinus; *Dr* Drüsenende; M^1 und M^2 Aufhängebänder des Rectums.)

Die radiären Schizocölbildungen.

(Längskanäle der Nervenstämme.)

Wie schon lange bekannt ist, liegt jeder der fünf radiären Nervenstämme in einem Kanal eingebettet, welchen er in seiner Breite durchzieht und so in zwei Hohlräume sondert. Ein Vertikalschnitt (Schnittebene rechtwinklig zum Nervenstamm) zeigt diese Verhältnisse am besten. In Figur 1 Tafel XIV ist der der Körperoberfläche zugewendete Abschnitt des Hohlraumes mit Sch^1, der der Leibeshöhle zugekehrte mit Sch^2 benannt. Teuscher bezeichnete beide Hohlräume als inneres und äußeres Nervengefäß.

Um den Verlauf dieser Hohlräume zu verstehen, in denen die fünf Nervenstämme eingebettet liegen, sind Längsschnitte durch das ganze Tier am instruktivsten. Es zeigt sich dann, daß die fünf Hohlräume unterhalb des Fühlers, also ehe der Nervenstamm die Ocellarplatte durchbohrt, verschwinden, oder aber ihn noch eine Strecke weit begleiten. Fig. 2, Taf. VI zeigt einen Vertikalschnitt durch den Fühler eines jungen Tieres. Das Wassergefäß *RW* tritt in den Fühler ein, um blind zu enden, die mit Sch^1 und Sch^2 bezeichneten Teile des radiären Hohlraumes enden

ebenfalls blind, indem ihr Lumen enger und enger wird und endlich verstreicht. An diesen Stellen kann man (besonders an Schnitten durch erwachsene Tiere) sich überzeugen, daß diese radiären Hohlräume Schizocölbildungen sind, die von einem Endothel ausgekleidet werden. Die erste Entstehung dieser Hohlräume, welche homolog zu setzen sind den radiären Perihämalräumen der Asteriden [1]), habe ich nicht beobachten können, da ein so junges Material nicht zu Händen war.

Der Schizocölraum behält in seinem Verlauf seine Größe bei. Die fünf Hohlräume (Längskanäle) mit den eingeschlossenen Nervenstämmen verlaufen von den Fühlerplatten aus bis zum Schlund, indem sie durch die fünf Auriculae des inneren Peristomringes hindurchtreten. Da, wo das (radiale) Ambulacralwassergefäß den Nervenstamm verläßt, um außen an der Laterne emporzusteigen, verschwindet der nach der Leibeshöhle zugekehrte Schizocölkanal, indem er obliteriert, und nur der äußere, welchem das Deckepithel des Nervenstammes zugekehrt ist, bleibt erhalten und umgiebt den Nervenring auf dieser Seite (vergl. Figur 11 auf Tafel XVIII). Auf der der Leibeshöhle zugekehrten Fläche wird der Nervenring von einer Bindegewebsschicht bedeckt, welche vom Leibeshöhlenepithel überzogen wird. Es liegt somit der Nervenring im Innern der Laterne in der Leibeshöhle und wird nur auf seiner einen Fläche von einem Ringsinus umgeben, einer direkten Fortsetzung des radialen Schizocöllängskanales. Diese Schizocölräume werden von einem Endothel ausgekleidet, dessen Kerne oft weit in das Lumen hineinragen, da die Zellen selbst abgeplattet sind. Ihr Inhalt besteht nur aus einer hellen, klaren Flüssigkeit, die nur wenige Zellen enthält, die in Größe und Gestalt den Blutzellen gleichen.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des inneren Teiles des Schizocölkanales, sobald Nervenzüge aus dem Radialnervenstamm austreten und zu den Füßchen ziehen. Fig. 1, Taf. XVI giebt einen Vertikalschnitt wieder, der dieses Verhalten näher illustriert. Mit *a* ist der zu der Füßchenampulle ziehende Ast des Wassergefäßes (welches auf dem Querschnitt getroffen ist) bezeichnet. Vergleicht man nun dieses Längsschnittbild mit einem Querschnitt durch den Kanal *a*, wie ihn Fig. 2 wiedergiebt (derselbe ist in der Richtung *bc* geführt), so ergiebt sich, daß der zu der Ampulle führende Ast des Radialwassergefäßes *a* begleitet

---

1) Vergl. Heft 2 dieser Beiträge.

wird von einem Ast des äußeren Schizocölraumes *Sch*[2], welcher in Fig. 1 mit *d* bezeichnet ist. Dieser Ast läuft in dem Teil der Wandung, welcher den Nervenast *N* birgt, und liegt, wie aus der Fig. 1 ebenfalls hervorgeht, nach innen von letzterem. Dieser Ast des Schizocölraumes läßt sich bis in das Füßchen hinauf verfolgen. Dieselben Zellen, wie sie im Schizocöllängskanal liegen, finden sich in ihm vor, und zwar oft in großer Menge. Daß in dieser Lakune (denn als wandungslose Lakune, die nur im Anfangsteil eine endothelartige Auskleidung zeigt, ist dieser Hohlraum in der Bindesubstanzschicht des Füßchens aufzufassen) die Ernährungsflüssigkeit sich bewegt, ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, wenn auch ein direkter Zusammenhang zwischen den Blutlakunen des Darmes und den fünf radiären Schizocölräumen (*Sch*[1] und *Sch*[2]) nirgends zu konstatieren ist. Als Träger der Ernährungsstoffe sind die Blutzellen, jene amöboiden Zellen mit hellem, homogen erscheinendem Zellleib anzusehen, die in den Darmlakunen, in den übrigen Schizocölbildungen und in der Bindesubstanz angetroffen werden.

Kapitel 5.

Das drüsige Organ
(sog. Herz).

Die Ansicht Hoffmann's[1]), daß das sogenannte Herz der Echiniden nichts anderes als der Steinkanal sei, und seine weiteren, diese Konfusion komplettierenden Schlüsse sind nur der Kuriosität wegen zu nennen. Teuscher[2]) erklärt dieses Organ für rudimentär und wird zu dieser Ansicht durch den Bau desselben bewogen, den er jedoch, da er offenbar nicht das beste Material zur Verfügung hatte, nicht richtig erkannt hat.

Einen großen Fortschritt in der Erkenntnis dieses Organes hat Perrier[3]) gethan, welcher es für eine Drüse erklärte. Es sollte sich dieselbe durch einen Kanal unterhalb der Madreporen-

---

1) Hoffmann, Über das Blutgefäßsystem der Echiniden, in: Niederl. Archiv Band 1. 1871—73. pag. 184.

2) Teuscher.

3) Perrier, Recherches sur l'appareil circulatoire des Oursins, in: Arch. de Zool. expér. et génér. Bd. 5. 1875.

platte nach außen öffnen. Mit dieser Anschauung sowie der Angabe, daß diese Drüse am unteren Ende geschlossen sei, kann man sich aber unmöglich befreunden, weil die Thatsachen dem vollständig widersprechen. Schnittserienreihen zeigen aufs unwiderlegbarste, daß dem nicht so ist, wie auch PERRIER's Angabe vom Fehlen des analen Blutsinus unrichtig ist (vergl. unten).

Nach diesem französischen Forscher ist es vor allem KOEHLER[1]), welcher die A. PERRIER'sche Ansicht, daß das sogenannte Herz ein Exkretionsorgan sei, bestätigt. Er bezeichnet dasselbe als eiförmige Drüse. Wenn dieser Forscher aber behauptet, daß in den sogenannten Polischen Blasen, wie er die fünf Anhangsorgane auf der Oberfläche der Laterne nennt, ein analoger Bau sich finde, so zeigt dies wie wenig seine Resultate leider mit den meinigen übereinstimmen. Es würde zu viel Raum in Anspruch nehmen, wollte ich alle die Einzelheiten in der Deutung der französischen Forscher besprechen, und lasse ich lieber die Thatsachen sprechen.

1. Arbacia postulosa.

Die Lage des Organes ist aus Figur 3, Tafel XII, *Dr* ersichtlich. Durch eine Membran ist dasselbe mit dem Steinkanal verbunden. Es reicht bis zum After, sich mehr und mehr verschmälernd um endlich blind im Schizocölraum zu enden. Am jungen Tiere läßt sich feststellen, — dies gilt auch für Echinus melo und acutus, Sphaerechinus granularis — daß das drüsige Organ bis in diesen Schizocölraum reicht. Der Bau bleibt sich in ganzer Ausdehnung derselbe. An dem der Laterne zugewendeten Anfangsstiel der Drüse treten, von der dorsalen Blutlakune (s. oben) herkommend, Äste heran und umspinnen dieselbe. Sie stehen in Verbindung mit dem analen Blutlakunenring. Die Farbe des Organes ist sehr verschieden bei den einzelnen Arten und wird von einem Pigment bedingt, welches in Körnern abgelagert ist, und zwar in Wanderzellen, die einen bestimmten Bau zeigen, der sie von anderen Wanderzellen (den in den Bluträumen befindlichen beispielsweise) unterscheiden läßt.

Fertigt man in ungefährer Mitte durch unser Organ einen Querschnitt an, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 3, Tafel XIII wiedergegeben ist. In einer Einbuchtung verläuft der Steinkanal,

1) KOEHLER, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. Marseille 1883.

das Organ in ganzer Länge begleitend. Er ist mit *St.-k.* bezeichnet und quer durchschnitten. Peripher gelagert sind die quer durchschnittenen Blutlakuuen *BL* durch ihren dunkler gefärbten Inhalt kenntlich. Weiter liegen zentralwärts eine Anzahl von größeren Hohlräumen, die Wanderzellen enthalten. Bei Anwendung von stärkeren Objektiven zeigt sich, daß das ganze Gewebe des Organes von Hohlräumen durchzogen wird, welche die verschiedensten Dimensionen besitzen, so daß stellenweise das Bild eines Netzwerkes sich bietet.

Die größeren Hohlräume werden sämtlich von einem Endothel. das heißt von Bindesubstanzzellen, welche epithelial angeordnet sind, ausgekleidet. Daß dem so ist, läßt sich durch genaue Vergleichung der Querschnittsserien konstatieren. Mehr nach dem Anfangs- und Endteil des Organes zu sind weniger Hohlräume vorhanden, erst in der Mitte treten Lücken auf, welche miteinander verschmelzen, bis durch Zusammenfließen solch' große Hohlräume *H* entstehen, wie Figur 3, Taf. XIII zeigt.

Vor allem fällt das Pigment auf, welches mehr peripher abgelagert ist. Um die einzelnen, mit geronnener Blutflüssigkeit angefüllten Lakunen ist es in farbigen Konkrementen, unregelmäßig gestalteten Körnern und Körnchen abgelagert, die sich mit Anilingrün beispielsweise färben. An ungefärbten Schnittpräparaten tritt es in Gestalt von gelblichen oder bräunlichen Körnern auf.

Das Gewebe, aus welchem sich unser Organ zusammensetzt, ist die Bindesubstanz, welche in netzförmiger Gestalt vorhanden ist. Bald sind die Maschen eng, bald größer, und die Wandung derselben wird bald von feinen miteinander verklebten Fibrillen gebildet, bald sind es gröbere Balken, oder aber auf Strecken ist die Grundsubstanz, die an Schnittpräparaten ein grob granuliertes Aussehen zeigt, mehr ausgebildet. Dann liegen in ihn unregelmäßige Zellen eingebettet oder Zellkerne, die deutlich nach Färbung hervortreten.

Alle Maschen und Lücken des Organes sind angefüllt und oft ganz vollgepfropft von Wanderzellen, welche stark lichtbrechende Konkremente in ihrer Zellsubstanz eingelagert tragen. An den mit Chromsäure konservierten, mit Hämatoxylin-Methylgrün gefärbten Organen zeigen diese Zellen folgenden Bau. Die lichtbrechenden Körper sind meist entfernt, und zeigt die Zellsubstanz ein netzförmiges Gefüge, in dessen Maschen eben die Körner lagen. Dieses Netzwerk färbt sich, mit Anilinfarben behandelt, gering. Der kuglige Zellkern tritt tiefblau tingiert hervor. Die gleichen

Wanderzellen, denn um solche handelt es sich, sind in den Blutlakunen anzutreffen. Sie messen (konserv. Exempl.) 0,008—0,01 mm.

Außer diesen großen Zellen sind kleinere Zellen vorhanden, wie sie auch den Endothelbelag der größeren Hohlräume bilden

Die verschiedenen Organe, welche ich von dieser Art untersuchte, zeigten sich bald mehr, bald weniger angefüllt von solchen großen Zellen.

An denjenigen Stellen, an welchen die Pigmentkörner abgelagert werden, trifft man die Zellen entweder in sehr schlecht konserviertem Zustande, in Zerfall, oder aber man sucht vergebens nach ihnen.

Ich glaube, daß die Ausscheidung dieser Konkrementhaufen des Pigmentes u. s. w., diesen in das Organ eingewanderten Zellen zuzuschreiben ist. Damit würde auch ein Recht bestehen, dieses Organ als ein drüsiges zu bezeichnen.

2. Sphaerechinus granularis.

Die vorzüglichsten Präparate erhielt ich von dem drüsigen Organ dieser Art nach Färbung mit Anilingrün. Auf dem Querschnitt zeigt unser Organ eine bohnenförmige Gestalt. An der konvexen Fläche liegt der Steinkanal. Die ganze konkave Fläche wird von Blutlakunen (Fig. 1, Taf. XIII) umsponnen, deren einzelne quer durchschnitten sind. Die geronnene Blutflüssigkeit färbt sich schwach hellgrün in einer ähnlichen Nuance wie die Bindesubstanzfibrillen. Die Zellkerne der Bindesubstanzzellen sind tief grün tingiert, während ihr Plasma einen hellen Ton angenommen hat. Am stärksten treten die Zellen im Steinkanal hervor. Die spindligen Keime seines Innenbelages sind blaugrün gefärbt. Durch diese Färbung ist es weiter möglich, mit Leichtigkeit die Wanderzellen herauszufinden, welche die stark lichtbrechenden Körner tragen, da diese ziemlich stark den Farbstoff aufnehmen.

Wie bei dem drüsigen Organ der vorigen Art, so treten auch hier eine Anzahl von Hohlräumen im Innern auf, welche mit einem Endothel ausgekleidet sind (Fig. 1 auf Tafel XIII *H*).

Betrachtet man einen Querschnitt durch das Organ dieser Art, so sieht man die Hauptmasse desselben, soweit diese nicht von den größeren Hohlräumen durchsetzt ist, aus polygonalen, meist sechseckigen Maschen bestehend, in denen Zellen eingelagert liegen. Fig. 1 auf Tafel XIII giebt einen Teil eines Querschnittes stärker vergrößert wieder. Peripher sind die Blutlakunen gelagert und

quer durchschnitten. Nach innen zu beginnen sich die Bindesubstanzfibrillen zu dem regelmäßigen Netzwerk anzuordnen. Die Zellen, welche man zwischen diesen Maschen antrifft, sind amöboid beweglich und je nach dem Zustand, in welchem sie sich bei der Kontraktion befanden, ist ihre Gestalt verschieden. Meist sind sie sternförmig. Die Zellsubstanz, welche sich wenig färbt, umhüllt den kugligen Kern, der stets dunkel gefärbt wird. Der größte Teil derselben ist jedoch in Pseudopodien ausgestreckt. Außer diesen Zellen, die oft zu mehreren in den Maschen liegen, sind die mit Körnern angefüllten Wanderzellen vorhanden. Sie liegen teils in der Blutflüssigkeit, teils aber in dem Gewebe des Organes. Außer ihnen ist Pigment zahlreich vorhanden, ganze Ballen liegen hier und da in den Maschen. Sie tingieren sich sämtlich mit Farbstoff.

Wenn wir den Bau dieses Organes vergleichen mit den bei Arbacia geschilderten Verhältnissen, so sind folgende Punkte hervorzuheben: In beiden Fällen haben wir die gleichen Wanderzellen mit Körnchen und Konkrementen, welche in der Blutflüssigkeit, wie im Gewebe des Organes liegen. Weiter ist Pigment in beiden Fällen in sehr großer Menge angehäuft. Während aber bei Sphaerechinus amöboide Zellen die Hauptmasse des Organes ausmachen, ist bei Arbacia dies nicht der Fall. Diese Zellen waren hier spärlicher vorhanden.

Die Resultate, welche ich eben zusammengefaßt habe, gründen sich auf die Untersuchungen über die Organe von zehn Sphaerech. granularis, und waren stets dieselben Bauverhältnisse vorhanden. Koehler[2]) hat den Bau dieses drüsigen Organes, wie schon erwähnt wurde, bei Sphaerech. granul. untersucht, und stimmen seine Angaben, was den maschigen Bau, die amöboiden Zellen und Ablagerungen von Pigment anlangt, mit den meinigen überein. Die mit Konkrementen erfüllten Zellen erwähnt er jedoch ebensowenig, als er sie abbildet (Taf. XI, Fig. 41 seiner Abhandlung). Daß die Blutlakunen das drüsige Organ umspannen, ist ihm entgangen. Dieser Punkt ist jedoch von besonderer Wichtigkeit, wenn wir daran gehen, die Bedeutung des Organes zu erörtern.

---

1) Ich verdanke diese Flüssigkeit der Güte des Dr. Schiefferdecker. Die Schnitte wurden von mit Chromsäure $^1/_2{}^0/_0$ gehärteten Organen angefertigt und einzeln gefärbt, ohne vorher auf den Objektträger aufgeklebt zu sein.

2) Koehler, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. pag. 73.

Das drüsige Organ der Asteriden und Echiniden.

Vergleicht man meine Darstellung über den Bau dieses Organes der Echiniden mit jenen früheren Angaben über das gleiche Organ der Asteriden (Heft 2 dieser Beiträge), so könnte zunächst erscheinen, als wenn beide Organe nichts miteinander zu thun hätten, und doch ist ihr Bau im Prinzip ein gleicher.

Ich schilderte das drüsige Organ der Asteriden etwa kurz in folgender Weise: In der Jugend besitzt dasselbe nur wenige Hohlräume, Kanäle, die miteinander kommunizieren. Die Wandung zwischen diesen Kanälen wird durch das Bindesubstanzgewebe ausgefüllt. Umhüllt wurde das Organ von einem aus abgeplatteten Zellen bestehenden Epithel.

Am dorsalen wie ventralen Ende traten Blutlakunen in die Drüse ein, indem die Wandung derselben in die der ersteren überging. Als Inhalt der Kanäle fand ich Zellen, welche ich als Innenepithel beschrieb. „Von diesem Epithel können sich einzelne Epithelzellen loslösen. Diese liegen dann im Hohlraum." Nach meinen jetzigen Befunden an Echiniden muß ich dieser Tatsache folgende Deutung geben: Die Zellen liegen in den einzelnen Hohlräumen lose, bewegen sich amöboid und setzen sich an den Wandungen fest. Die Abbildung, Fig. 58 auf Taf. XII in Heft 2, zeigt, wie diese Deutung die richtigere ist. Hier sieht man einen Kanal gänzlich erfüllt von Zellen, so daß sein Lumen fast verstopft erscheint, während bei einem anderen nur wenige sich der Wandung anlegen.

Daß diese amöboiden Zellen die Hauptträger des Pigments sind, stimmt überein mit dem Verhalten bei den Echiniden.

Bei diesen Gruppen schilderte ich, wie ebenfalls Pigmentzellen in die aus Bindesubstanz bestehende Drüse einwandern, indem sie mit eigentümlichen Körnchen erfüllt sind, und daß es in der Drüse zur Ablagerung von Pigmentzellen kommt. Münden bei Asteriden die Blutlakunen an den beiden Enden der Drüse in diese ein, so ist dies bei den Echiniden nicht der Fall. Bei ihnen liegen die Blutlakunen peripher und umspinnen das drüsige Organ.

In beiden Gruppen hat unser Organ keinen Ausführkanal. Die für den Körper nicht mehr brauchbaren Stoffe scheinen in diesem Organ aus dem Blute ausgeschieden zu werden. Als Träger derselben sind die amöboiden Zellen jedenfalls anzusehen.

Die Zellen des Enterocöls, Wassergefässsystems und der Bindesubstanz.

In der Leibeshöhle, dem Enterocöl, kommen neben anderen Gebilden amöboide, glasig helle Zellen vor, welche oft zu mehreren miteinander verklebt sein können. In ihrer hellen Zellsubstanz tritt der meist kuglige Zellkern deutlich hervor. Um denselben ist eine fein gekörnte oder fein fasrige Masse vorhanden, welche wenig Farbstoffe aufnimmt. Von diesen Zellen scheinen gar nicht unterschieden werden zu können die amöboiden Zellen in der Inhaltsflüssigkeit des Wassergefäßsystems. Da diese Zellen sämtlich amöboid sind, steht nichts im Wege, daß wir annehmen, daß sie in die Gewebe aus- und einwandern und in die verschiedenen Hohlräume des Körpers gelangen können. Damit wäre auch die Möglichkeit vorhanden, daß die Zellen in der Blutflüssigkeit, deren Gestalt und Verhalten Farbstoffen gegenüber ein übereinstimmendes ist, mit diesen Zellen identisch sind.

Von diesen Zellen mit ihrer hellen, fast homogen erscheinenden Zellsubstanz sind, zunächst wenigstens, streng zu unterscheiden die Wanderzellen mit Einschlüssen oder körniger Zellsubstanz. Sie sind vor allem schon durch ihre Größe ausgezeichnet. Wanderzellen mit Körnereinschluß findet man in fast allen Lagen des Körpers in der Bindesubstanzschicht, besonders in den Mundkiemen und im drüsigen Organ, sodann in den peripher gelagerten Blutlakunen dieses Organes (Fig. 2, Taf. XIII). In der Drüse von Sphaerechinus granularis sind sternförmige amöboide Zellen allerdings in überwiegender Anzahl vorhanden und die Wanderzellen mit Körnern in der Minderheit.

Was ihre Größe anlangt, so haben sie einen Durchmesser von ungefähr 0,01 mm; ihr Kern mißt 0,003 mm. Sie sind meist von eiförmiger bis kugliger Gestalt und angefüllt mit stark lichtbrechenden Körnern, welche in Osmiumsäure sich nur sehr schwach bräunen, Anilinfarben hingegen begierig aufnehmen, so besonders Anilingrün. Durch die Menge der Körner ist die eigentliche Zellsubstanz zurückgedrängt und bildet ein Netzwerk, in dessen Maschen eben die kugligen Körner liegen.

Von gleicher Größe sind die Wanderzellen, deren Zellsubstanz ohne diese Körner ist und ein granuliertes Aussehen zeigt. Solche Zellen liegen ebenfalls in der Bindesubstanz. Über die Funktionen

aller dieser Zellen herrscht keine Klarheit. Die Ansammlungen von Wanderzellen mit Einschlüssen, seien es nun Körner oder Pigmente, wie sie in den Kiemen und in der Drüse zich zeigen, deuten vielleicht darauf hin, daß sie mit dem Stoffwechsel in engstem Konnex stehen.

Kapitel 6.

Der Darmtractus.

Es lassen sich histologisch vier Abschnitte im Darmkanal unterscheiden, der Schlund, der Magendarm, Dünndarm und Enddarm. Hierzu kommt der Nebendarm, welcher den Dünndarm eine Strecke lang begleitet.

Die Schale ist auf der Unterseite als Mundhaut mit Kalknetzen von unbestimmter Gestalt versehen und erscheint im Gegensatz zu den übrigen Teilen der Körperwand weich. Im Zentrum liegt die Mundöffnung von gewulsteten Lippen umgeben, Pedizellarien von verschiedener Gestalt, vor allem aber die mit quer gestreiften Fasern und die (bei einigen Arten mit Drüsen versehenen) ophiocephalen Gebilde liegen im Umkreis, zwischen sich die zehn Mundfüßchen bergend.

Die Lippe, das Peristom, ist meist von lauter Höckern überdeckt. Die Mundhaut setzt sich nach innen zu in den Schlund fort, welcher vor seinem Eintreten in den oberen Teil des Kauapparates (Laterne) mit fünf wulstigen Lippen beginnt. Wird der Kauapparat, und zwar die Zähne, geöffnet, so entsteht, sobald die Wandung, welche diese wulstigen Vorsprünge bildet, sich glättet, eine geräumige Mundhöhle, aus der der engere Oesophagus sich am Grunde erhebt, um als dünner Cylinder in der Axe des Kauapparates denselben zu durchsetzen. In seinem Anfangsteil wird er von fünf Bändern begleitet, die an den Rotulis inserieren. Äußerlich ist hier sein Übergang in den Magen kenntlich durch eine kreisförmige Einschnürung [1]).

---

1) Ich habe dieselben Bezeichnungen für die einzelnen Darmabschnitte angewendet, wie bei den Asteriden und bei Synapta. Frühere Forscher unterscheiden Schlund, Speiseröhre (= Magen), Darm und Rectum, so Bronn, Leydig und neuerdings Koehler.

In der ganzen Länge des Darmes sind es dieselben Schichten in derselben Lagerung, welche die Wandung zusammensetzen. Dem Darmepithel zugekehrt liegt stets die Längsmuskelschicht und nach außen von ihr die Ringsmuskelschicht. Nur im Oesophagus fehlen die longitudinalen Muskelfasern.

Der Schlund besteht aus 1) dem Innenepithel, 2) einer Bindesubstanzschicht, 3) der aus cirkulären Fasern gebildeten Muskelschicht und 4) dem Leibeshöhlenepithel. Wie schon die älteren Forscher (Krohn) erkannten, zeichnet sich der Schlund durch fünf große in sein Lumen vorspringende Leisten aus; bei älteren Tieren haben sich weitere Hervorragungen gebildet. Diese jüngeren Wulste erreichen die größeren niemals an Länge.

1) Die Epithelschicht setzt sich zusammen aus Drüsenzellen und gewöhnlichen Epithelzellen. Die Oberfläche ist mit Wimpern bedeckt, wie Leydig[1]) schon angiebt. Die Drüsenzellen scheinen meist auf den Anfangsteil des Schlundes, auf die Mundhöhle, beschränkt zu sein. Ihre Gestalt ist flaschenförmig, ihr Inhalt besteht aus stark lichtbrechenden Körnchen, die in Karmin ungefärbt bleiben. Basalwärts setzen sich diese Zellen in Fortsätzen, Stützfasern, fort. Mit Osmiumsäure konservierte Seeigel zeigten in diesen Drüsenzellen ein großmaschiges Netzwerk. Neben diesen Drüsenzellen, deren Inhalt ungefärbt bleibt, kommen feine haarförmige Zellen vor, deren ovaler Kern in einer Anschwellung des sonst fadenförmigen Zellleibes liegt. Die basalen Fortsätze sind oft sehr zart, oder stärker gebaut, von einer stark lichtbrechenden Substanz, die fast gänzlich ungefärbt bleibt (vergl. Fig. 6 auf Taf. XII).

Außer diesen Zellen trifft man solche an, deren oberer freier Teil erweitert erscheint. Sie zeigen einen stark lichtbrechenden, fein granulierten Inhalt (Centrosteph. longisp.). Eine Cuticula ist nicht vorhanden, die Oberfläche der Zellen ist wenig begrenzt, und es hat den Anschein, als ob aus diesen Zellen ein Sekret ausgeschieden würde, welches ihre freie Oberfläche überzieht.

Zwischen diesen Zellen, welche das Epithel bilden, trifft man auch solche, welche noch nicht bis zur Peripherie reichen. Besonders fällt dieses Verhalten im Magen- und Dünndarm auf. Diese Zellen sind wahrscheinlich Ersatzzellen. Die Bindesubstanzschicht ist nach dem Epithel zu durch eine feine, dünne, hyaline Basalmembran abgegrenzt. Sie ragt in Gestalt von Papillen in

1) Leydig, Lehrbuch der Histologie.

das Epithel hinein, und auf diese Weise kommen die Wulste zur Bildung. Die Grundsubstanz ist von zähflüssiger Consistenz. Spindlige, hier und da auch sternförmige Zellen sind mit ihren Ausläufern in ihr vorhanden. Zahlreich sind amöboide Zellen vertreten, welche den körnigen Inhaltskörpern in der Blutflüssigkeit gleichen.

Häufig kommen Pigmentzellen vor, so bei Sphaerechin. granul. Der bei weitem größte Teil dieser sich, wenn auch nur ungemein langsam, bewegenden Zellen liegt zwischen den Epithelzellen. Hier gelingt es selbst noch an feinen Schnitten nachzuweisen, daß das Pigment an Zellen gebunden ist.

Bei Arbacia pustulosa ist das Pigment in den freien Enden der Epithelzellen abgelagert. Braunschwarze Körner liegen so dicht gedrängt, daß die Oberfläche des Darmes schwarz erscheint. Außerdem füllt sich die Bindesubstanzschicht der Papillen oft auf weite Strecken mit den Pigmentanhäufungen an. Das Schlundepithel dieser Art zeichnet sich durch die Einförmigkeit in seinen Zellen aus. Ich traf nur solche Zellen, wie sie in Fig. 11 Taf. XII abgebildet sind. Ihr Inhalt besteht aus stark lichtbrechenden Körnchen. Streckenweise kommt eine Cuticula zur Ansicht.

Der Magen, durch eine cirkuläre Furche vom Schlund getrennt, zeigt besonders in dem dem Dünndarm genäherten Abschnitt zahlreiche Drüsen, deren Zellen von den Zellen des Oberflächenepithels sich beträchtlich unterscheiden. Der Magen ist durch Faltenbildungen und papillöse Erhebungen ausgezeichnet In den Furchen und Einsenkungen liegen die Drüsen, die jedenfalls zu den Schleimdrüsen zu zählen sind. (Fig. 7, Taf. XII.)

Die Wandung wird von denselben Schichten gebildet wie die des Schlundes, nur kommen longitudinal verlaufende glatte Muskelzellen hinzu, welche in Bündeln zusammenliegend, nach innen von der cirkulären Muskelschicht verlaufen.

Die Zellen des Epithels zeigen auf dem Querschnitt nach Färbung mit neutraler Karminlösung ein matt glänzendes Aussehen. Ihr cylindrischer Zellleib ist an seiner freien Basis becherglasartig erweitert, und entweder ist dieser Teil mit einer feinkörnigen Substanz gefüllt, oder erscheint fast homogen. Die einzelnen Zellen sind gegeneinander scharf getrennt; daß sie besondere Membranen an den Mantelflächen besitzen, erscheint wenig wahrscheinlich. Unterhalb des erweiterten Endes liegt der Zellkern, und die Zelle setzt sich hier mehr und mehr verjüngend in einen Fortsatz fort Bei einigen Echiniden sind in diesen erweiterten Endteilen·

Pigmentkörnchen vorhanden, so bei Arbacia pustulosa. Zwischen den basalen Fortsätzen verlaufen die Nervenfaserbündel.

In den Furchen zwischen den papillösen Erhebungen liegen die Drüsenzellen. Ihr Zellleib erscheint mit feinen Körnchen erfüllt. Der Kern liegt in der Basis der Zelle und ist meist kuglig bis oval. Bei Centrosteph. longisp. liegen diese Drüsen nicht nur in der Tiefe der Gruppen, sondern auch auf den Seiten der Papillen, wie Fig. 5, Taf. XIII zeigt. Der Inhalt der Zellen färbt sich nicht, nur der Kern und die ihn umgebende Substanz tingieren sich.

Die Bindesubstanzschicht zeigt die schon oben bei Schilderung des Schlundes beschriebenen Verhältnisse; Lücken und Spalträume treten besonders in dem Endteile auf, da wo der Nebendarm sich vom Magen abzweigt und dieser in den Dünndarm mündet. In diesen Lücken ist die Blutflüssigkeit mit ihren charakteristischen Zellen in geronnenem Zustande nachweisbar.

In der Bindesubstanz liegen die Längsmuskelfasern, zu ungefähr fünf oder mehr ein Bündel bildend. Sie liegen in Abständen voneinander. Nach außen von ihnen befindet sich die aus cirkulären, gleichen Fasern zusammengesetzte Muskelschicht, mehrere Lagen bildend. Nach außen von diesen trifft man noch auf eine geringe Menge von Bindesubstanz, so daß also auch diese Muskelschicht von dem Außenepithel durch dieselbe getrennt ist. Diese äußere Lage ist jedoch oft von so geringer Ausdehnung, daß sie kaum hervortritt.

An derjenigen Stelle, wo der Magen in den Dünndarm eintritt, zweigt sich der Nebendarm *ND* ab, um neben dem Dünndarm, mit ihm durch ein Mesenterium verbunden, zu verlaufen. Die ventrale Blutlakune setzt sich jetzt nicht auf den Dünndarm fort, sondern liegt dem Nebendarm unmittelbar auf, wie ein Querschnitt durch die drei Organe zeigt. Fig. 1, Taf. XII läßt dieses Lageverhältnis deutlich erkennen. Während nun der Nebendarm im weiteren Verlaufe durch einen größeren Abstand, als in der Fig. 1 ersichtlich ist, vom Dünndarm getrennt sein kann, so liegt die Blutlakune immer letzterem eng an.

Die Wandung des Dünn- wie Nebendarmes ist die gleiche. Bei beiden folgt auf das Innenepithel die Bindesubstanzschicht und nach außen von dieser gelegen schwach entwickelte Längsmuskelfasern und die ebenfalls nicht zu einer kontinuierlichen Lage vereinigten cirkulär verlaufenden Muskelfasern. Die Muskelschichten, besonders die letztere setzt sich auf die Wandung der Blutlakune fort, welche außen von dem Peritonealepithel überzogen wird, in gleicher Weise wie der Darm und die Mesenterien.

Der Dünndarm zeigt in seinem Epithel Erhebungen, welche cirkulär verlaufen, bald mehr oder weniger stark ausgebildet sind. Besondere Drüsenzellen habe ich bei keiner Art gefunden. Die Zellen des Epithels besitzen lange Wimpern, ihre Gestalt ist cylindrisch. Nach der Basalmembran zu erscheinen die Zellen meist in einem Fortsatz spitz zuzulaufen. Ihre Substanz ist fein granuliert, nach Pikrokarminfärbung und vorheriger Behandlung mit Flemming'schem Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch tritt ein Netzwerk in der Zellsubstanz undeutlich auf. Nur der Zellkern von ovaler bis kugliger Gestalt färbt sich tief, während die Zellsubstanz mit Karmin ungefärbt bleibt (Fig. 9 Taf. XII).

Ein junger Sphaerechinus granularis, dessen Darm voll angefüllt war mit Nahrung, meist Diatomeen und niederen Algen, war mit Osmiumsäure konserviert und nachher in toto mit neutraler Karminlösung gefärbt.

Die Epithelzellen zeigten sich meist hervorgewölbt, ihre freien Enden oft birnförmig aufgetrieben. Die Zellsubstanz ist zum größten Teile, das heißt bis an den Kern, der ja der Basis nahe liegt, angefüllt mit Körnern, welche sich mit Osmium stark geschwärzt haben, während die Zellsubstanz, in der sie liegen, einen grauen Ton angenommen hat. Es werden nun nicht bloß die schwarz gefärbten Körner frei, sondern es schnürt sich der vordere birnförmige Zellteil ab und kommt frei in das Lumen zu liegen. Daß dieser abgestoßene Teil mit dazu dient, die kugligen Exkrementballen, welche bei allen Echiniden durch den After entleert werden, zu bilden, ist sehr wahrscheinlich.

Das Epithel des Nebendarmes, welches sich in Längsleisten hervorhebt, setzt sich aus Wimperzellen von cylindrischer Gestalt zusammen. Die Zellsubstanz ist fein gekörnt und färbt sich nicht, nur der Kern zeichnet sich durch seine Tinktionsfähigkeit aus. Die Bindesubstanzschicht enthält wenig Fasern und Zellen. Die Blutlakune, welche ihm anliegt, ist als nichts anderes aufzufassen als ein longitudinaler Hohlraum in der Bindesubstanzschicht der an dieser Stelle hervorgewölbten Wandung des Nebendarmes.

Am jungen, im Durchmesser 2 mm messenden Echinus besteht das Innenepithel aus kubischen Zellen, wie Figur 5, Tafel XII wiedergiebt. Die Blutlakune ist nur sehr gering ausgebildet und an noch jüngeren Tieren kaum aufzufinden. Was den letzten Abschnitt des Darmes anlangt, das Rectum, so zeichnet es sich durch sein im Verhältnis zum Durchmesser des Darmes niedriges Cylinderepithel aus. Die Zellen besitzen eine fein gekörnte Sub-

stanz, die sich nicht färbt. Jeder Zelle scheint eine Anzahl von Wimpern aufzusitzen. Besonders die Ringsmuskelschicht zeigt sich stark entwickelt.

Die Hauptschichten, welche die Wandung des Darmtractus zusammensetzen, hat HOFFMANN bereits beschrieben. Er unterscheidet noch eine äußere Bindesubstanzschicht, welche zwischen dem Peritonealepithel und der Muskelschicht gelegen ist. Ich kann nicht diese Ansicht teilen, da diese sogenannte äußere Schicht nichts anderes ist als die zwischen den Muskelfasern liegende Bindesubstanz, welche nie als eine besondere Schicht hervortritt (vergl. das oben Gesagte). Der Darstellung dieses Forschers über die Innenepithelien, welche aus „großen, runden Zellen" bestehen sollen, kann ich mich nicht anschließen. Daß dem gesamten Darmtractus ein Flimmerepithel abgehen soll, kann ich bestimmt für den letzten Teil, das Rectum, bestreiten, da hier selbst noch auf Schnitten die Flimmern zu konstatieren sind. Die Angaben und Abbildungen über den Verlauf von Blutlakunen in der Darmwandung können keinen Anspruch auf Richtigkeit machen, da man bei Echinodermen alles, was man nur will, injizieren kann. Je nach dem Drucke, mit dem die Injektionsmasse in eine Blutlakune eingeführt wird, erhält man ein Lakunennetz, bis schließlich die ganze Bindesubstanzschicht mit der Flüssigkeit erfüllt ist. Nur aus Schnittpräparaten können sichere Resultate gewonnen werden, nie aus Injektionspräparaten, wie am besten aus den sich widersprechenden Angaben aller dieser Methode bei den Echinodermen huldigenden Forscher hervorgeht. Wie oft hat man einen Zusammenhang zwischen Blut- und Wassergefäßsystem geglaubt konstatieren zu müssen, weil die Injektionsflüssigkeit bei den lockeren Geweben der Echinodermen nie in dem Raum und seinen Verzweigungen bleibt, in welchen sie injiziert wird, sondern stets in die benachbarten Räume durch die Bindesubstanz hindurchdringt. — Bei KOEHLER[1]) finden wir die Schichten der Wandung in der Weise angegeben, wie ich es oben gethan habe. Nur seine Angaben über das Vorkommen der longitudinalen Muskelfasern kann ich nicht teilen.

Die Geschlechtsorgane.

Der Bau der Geschlechtsorgane ist bisher nur an mit den reifen Geschlechtsprodukten gefüllten Organen untersucht worden.

1) KOEHLER, in: Annales du Musée de Marseille. Zoologie.

Es ist mir gelungen, die Organe in ihrer Entstehung beobachten zu können, sowie den Zusammenhang mit Blutlakunen, welche aus dem analen Blutlakunenring in die Wandung der Geschlechtsschläuche eintreten, aufzufinden. Dabei schicke ich voraus, daß zwischen der Anlage der Organe und den Schizocölbildungen bei Echiniden und den früher geschilderten Asteriden eine merkwürdige Übereinstimmung herrscht, die bei einer allgemeinen Betrachtung mit zu verwerten sein wird.

1) Die erste Anlage der Geschlechtsorgane, welche ich an jungen, 1—2 mm großen Echiniden die Gelegenheit hatte zu beobachten, besteht aus eiförmigen Bläschen, in denen noch kein oder doch das Lumen erst im Entstehen begriffen war. An den fünf Genitalplatten zeigen sich da, wo später der Ausführgang die Körperwandung durchbricht, an Längsschnitten, welche parallel zur Dorso-ventral-Axe des Tieres gelegt sind (Figur 7, Tafel VI), nach innen durch eine anfangs geringe Erhebung hervortretend, die fünf Anlagen. Dieselben stehen untereinander in Zusammenhang durch eine cirkulär verlaufende Genitalröhre, welche mit denselben Zellen erfüllt ist wie die an fünf Punkten als Säckchen hervorsprossenden Genitalanlagen, den Urkeimzellen, aus welchen sich Ei- und Spermazelle entwickeln. Diese Genitalröhre liegt, einen Kreis beschreibend, im dorsalen Schizocoelring, und zwar in einem vorerst noch mäßig entwickelten Bindegewebsseptum, welches aber später in seiner verdickten Wandung in Lücken Blutflüssigkeit führt und den analen Blutlakunenring darstellt. Die Genitalröhren selbst atrophieren und sind am erwachsenen Tiere nicht mehr vorhanden. Diese Urkeimzellen besitzen einen großen kugligen Kern und liegen in der Genitalröhre unregelmäßig verteilt, da sie amöboid beweglich sind.

2) Das zweite Stadium, in welchem die Geschlechtsorgananlage weiter ausgebildet ist, kennzeichnet sich durch die größere Hervorwölbung derselben in die Leibeshöhle. Das Organ ist nicht mehr ein Bläschen, sondern erscheint nach einer Seite, dem Cölom zugewendet, in die Länge gewachsen und gleicht so einem Schlauch, der blind geschlossen ist. Figur 8 auf Tafel VI dient zur Orientierung dieses Stadiums. — Der Schizocölraum, das heißt, der das Bläschen umgebende Spaltraum in der Bindesubstanz (Fig. 7) wird von Bindesubstanzzellen ausgekleidet von abgeplatteter Gestalt. Auf Schnitten sieht man nur immer die ovalen Kerne in den Raum hervorragen, während der Zellleib bis auf wenig den Kern umgebende Substanz, die sich mit Karmin

u. s. w. färbt, fast homogen erscheint. In Figur 8, wo die Genitalanlage außerhalb der Wandung zu liegen gekommen ist, liegt dieser Schizocölraum bereits centralwärts, dem Afterfeld zugekehrt. Die fünf Schizocölräume stehen von Anfang an in Verbindung mit den der Genitalanlagen, verschmelzen miteinander und gehen so die Bildung eines Schizocölsinus ein, den ich oben als analen Schizocölraum beschrieben habe und dessen Lage und Gestalt aus Figur 4 und 6 auf Tafel VI hervorgeht, wo er mit *ABR* bezeichnet ist.

Figur 6 giebt einen Vertikalschnitt durch die Genitalplatte von einem Sphaerechinus wieder, bei welchem bereits der Ausführgang des Geschlechtsorganes zum Durchbruch gekommen ist, *AG*. Mit *SchR* ist der schizocöle Analraum bezeichnet, der aus Verschmelzung der fünf Schizocölräume der Genitalanlagen hervorgegangen ist. War nun bei jungen Tieren ein Blutlakunenring noch nicht vorhanden, so haben wir an geschlechtsreifen Formen denselben in ausgebildetem Zustande. In Figur 6 ist derselbe quer durchschnitten und mit *ABR* gekennzeichnet. Von großer Bedeutung ist es, daß von diesem analen Blutlakunenring in jeden der fünf Genitalschläuche Blutlakunen in die Wandung derselben eintreten. In Spalträumen der Bindesubstanzschicht trifft man auf die Blutflüssigkeit (vergl. Fig. 6 *BL*). Zunächst tritt die Blutlakune in den Ausführgang des Geschlechtsorganes ein. Auf jeden der seitlichen Äste zweigen schon äußerlich kenntliche Lakunen ab, in der Bindesubstanzschicht der Wandung als Spalträume auftretend.

Jedes der fünf Geschlechtsorgane besteht aus einem sich in den Ausführgang direkt fortsetzenden Schlauch, an welchem seitlich Äste hervorsprossen, welche wiederum von seitlichen Zweigen besetzt sind. Auf diese Weise kommt der oft komplizierte Bau der Geschlechtsorgane zustande.

Den Bau der Wandung hat neuerdings Koehler[1]) geschildert. Die Wandung setzt sich nach ihm zusammen aus dem äußeren die Geschlechtsschläuche überkleidenden Epithel, Bindesubstanzschicht, Muskelschicht und Innenepithel. In der Bindesubstanzschicht unterscheidet er weiter eine äußere Lage mit transversal angeordneten Fasern und eine innere, aus longitudinal verlaufenden bestehend.

Das Keimepithel aus dem Ovarium eines (2 cm Durchm.) jungen Echinus zeigte folgendes Verhalten: Neben bereits deutlich hervortretenden Eiern lagen streckenweise oft gehäuft die Epithel-

1) Koehler, loc. cit. pag. 57.

zellen, von denen die meisten die verschiedenste Größe zeigten (vergl. Figur 16 auf Tafel XI). Der Kern der Zellen wird zum Keimbläschen, das sich durch sein Lichtbrechungsvermögen frühzeitig auszeichnet. Da, wo nun eine Zelle sich als junge, wachsende Eizelle dokumentiert, geschieht es, daß sie die benachbarten in gleicher Weise in die Höhe hebt, so daß sie ihr anhaften wie Zellen eines Follikelepithels. Dieser Zustand dauert aber nicht lange, da die Zellen, haben sie erst eine gewisse Größe erreicht, ohne jeden Zellbelag sind und im späteren Stadium eine Dotterhaut abscheiden. Es unterscheiden sich somit die reifen Eier der Echiniden von denen der Asteriden und Holothurien in vielen Stücken. Die reifen Eier, welche ich bei Strongylocentrotus lividus im Ausführgang antraf, besaßen nur teilweise noch ein Keimbläschen mit Keimfleck; anderen fehlte derselbe vollkommen und war durch kein Färbemittel nachzuweisen.

Kapitel 7.

Die Bindesubstanz.

Die bisher noch wenig untersuchte Bindesubstanz der Echiniden bietet eine Menge von verschiedensten Modifikationen. Von gelatinöser, gallertartiger Beschaffenheit bis zu knorpelartigen Bildungen zeigen sich mancherlei Übergänge. Dabei braucht es in beiden extremen Formen nicht zur Verkalkung der Grundsubstanz und zur Bildung von Kalkplatten zu kommen.

Immer lassen sich drei Elemente unterscheiden, nämlich die Grundsubstanz, Zellen und Fasern, welch' letztere in Zusammenhang mit den Zellen stehen, oder doch, falls dies am erwachsenen Tiere nicht immer nachweisbar sein sollte, nie anders als durch Indielängewachsen von Zellen entstanden sind.

Die als retikuläre Bindesubstanz zu bezeichnende Modifikation der Bindesubstanz ist als die am meisten verbreitete im Echinidenkörper anzusehen. Es ist die von Haeckel[1]) als Clathralgewebe bezeichnete Art. Wir treffen auf diese retikuläre Anordnung überall da, wo es zur Bildung von Kalkplatten ge-

---

1) Haeckel, Ursprung und Entwicklung der tierischen Gewebe, ein histogenetischer Beitrag zur Gastraeatheorie, Jena, 1884, pag. 58.

kommen ist, also in der Körperwand. Wie bei den Wirbeltieren die retikuläre Bindesubstanz ein Stützgewebe für die verschiedensten Organe darstellt, so ist es bei den Echiniden als Stützgewebe für die Kalkplatten thätig.

Wie der Name andeutet, bildet dieses Gewebe eine Art Netzwerk, ein Reticulum. Die Balken des Netzwerkes sind oft von verschiedener Stärke, sowie die Maschen in ihrer Größe wechseln können. In den Maschen treten Knotenpunkte auf, in denen Zellkerne, von körniger Substanz umgeben, sich finden. Es besteht dieses Gewebe somit aus sternförmigen Zellen, deren Fortsätze miteinander in Verbindung stehen und so ein Netzwerk herstellen. Eine genaue Abgrenzung der einzelnen Zellen gegeneinander ist kaum möglich, da dieselben vollständig vereinigt sind (Fig. 9, Taf. XI und Fig. 12, Taf. XVIII). Diese Beschreibung gilt von dem entkalkten Gewebe. Untersucht man das seine Kalkplatten noch besitzende Gewebe, so erkennt man, daß zwischen dem Maschenwerk die Grundsubstanz fast vollständig verkalkt ist, bis auf den die Fasern und Zellen umgebenden Teil. Es zeigt sich die Kalkplatte somit von untereinander kommunizierenden Röhren durchbrochen, in deren Knotenpunkten die Zellen und deren Verbindungskanälen die Ausläufer derselben zu liegen gekommen sind. Immer zwischen je zwei Kalkplatten hat die Bindesubstanz eine andere Beschaffenheit, indem hier deutliche Fasern hervortreten, welche wie Nähte die Kalkplatten miteinander verbinden. Während die in den netzförmig durchlöcherten Kalkplatten liegenden, meist drehrunden, dicken und kompakten Bindesubstanzfasern einen hyalinen Bau zeigen, tritt besonders an den Stellen, wo sie in die als Zwischennähte zu bezeichnende Fasern zerfallen, eine deutlich faserige Struktur auf. Es sind diese, besonders in den Stacheln, oft unregelmäßigen Balken aus miteinander verklebten Fasern entstanden, die so innig miteinander verbunden sind, daß ihr Bau nur bei stärkster Vergrößerung noch erkennbar ist. Es ist dieser Bau folgendermaßen zu erklären: Sobald die Grundsubstanz verkalkt, werden die Zellen mit ihren Fasern verdrängt und sind schließlich nur noch auf die in der Kalkmasse als Röhren und Löcher auftretenden, untereinander verzweigten Hohlräume beschränkt. Dadurch werden die einzelnen Fasern notwendigerweise in enge Berührung gebracht und verschmelzen zu dicken, kompakten Strähnen. Sobald aber eine Verkalkung aus irgend welchem Grunde ausbleibt, wie in der Mundscheibe, so haben wir das einfache Fasergewebe vor uns. In diesem

Gewebe, bei welchem bald die Zellen und Fasern überwiegen, bald die Grundsubstanz, kann man oft verschiedene Lagen unterscheiden. So in der Mundhaut, wo in der Cutis zwei Schichten getrennt werden können. Nach dem Epithel zu, also nach außen, findet sich die typische retikuläre Bindesubstanz, während nach innen eine Schicht liegt, in welcher die Fasern miteinander verklebt sind zu Bündeln von verschiedenster Stärke. Sie verlaufen nach den verschiedensten Richtungen durcheinander, sich eng verfilzend, so daß die Grundsubstanz auf ein Minimum reduziert erscheint.

In der Wandung des Darmtractus zeichnet sich die Bindesubstanz durch das Hervortreten der Grundsubstanz aus, die an Alkoholpräparaten ein fein granuliertes Aussehen bietet. In ihr liegen spindelige und sternförmige Zellen, deren feine, meist nicht sehr lange Fortsätze sich in der Grundsubstanz verzweigen können. — Außer diesen Zellen trifft man, besonders in dem Umkreis der Lakunen, auf amöboide Zellen, deren Form und Größe mit den in der Blutflüssigkeit auftretenden Zellen übereinstimmt. Außer dieser Zellart sind Wanderzellen mit gekörnter Inhaltsmasse vorhanden. Kommen in dieser Art der Bindesubstanz Kalkgebilde vor, so sind es, wie im Schlunde bei Centrostephanus longisp., unregelmäßige Kalkstäbe oder Platten, und streckenweise nimmt dann das Fasergewebe einen retikulären Charakter an.

Das Ligament in den Pedizellarien.

In den Pedizellarien ist eine eigenartige Differenzierung der Bindesubstanz zu beobachten. Besonders stark ausgebildet ist dieselbe in denjenigen Pedizellarien, in welchen der Kalkstab nicht bis zum Kopfe reicht, sondern nur einen Teil des Stieles durchzieht, so daß ein vom Kalkstab freier Teil bis zum Kopfe bleibt. Dies ist der Fall bei den tridactylen, buccalen und trifoliaten Pedizellarien. Fig. 6 auf Taf. VIII zeigt eine tridactyle Form der Länge nach durchschnitten. Der Kalkstab *Kst* endigt mit einem knopfförmig angeschwollenen Ende. Oberhalb desselben zieht bis zum Kopf der Pedizellarie ein dunkles Gebilde, in der Fig. 6 mit *L* bezeichnet. Auf dem Querschnitt durch diesen Teil des Stieles (Fig. 11 auf derselben Tafel VIII) erkennt man dasselbe im Centrum wieder. Der Querschnitt ist annähernd kreisförmig. Die Form dieses sich gleichmäßig mit Karmin färbenden Gebildes ist die eines Cylinders, dessen Mantelfläche von einer Schicht längsverlaufender glatter Muskelfasern bedeckt

wird. Es dient dieser Cylinder dazu, den Kalkstab mit dem Kopfteil zu verbinden, ich schlage deshalb vor, ihn als Ligament zu benennen. An der lebenden Pedizellarie besitzt das Ligament eine gallertartige Konsistenz und ist äußerst elastisch. Sobald sich die dasselbe umgebenden Längsmuskeln *lm* kontrahiert und verkürzt haben — dieselben inserieren am Kalkstab einerseits, an den Kalkgebilden im Pedizellarienkopf andererseits — kehren dieselben durch die Elasticität des Ligamentes wieder in ihre vorige Lage zurück und der Stiel ist vollkommen ausgestreckt.

Diese gallertartige Bindesubstanz zeigt sich als äußerst fein granuliert und meist frei von Zellen und Fibrillen. An den großen tridactylen Pedizellarien von Centrostephanus longispinus ist das Ligament in seinem Centrum von Zellen und Fibrillen erfüllt. Die Zellen haben eine spindlige Gestalt. An den beiden Polen der Spindel entspringt je ein Fortsatz, von denen der eine zum Kalkstielkopf verläuft, der andere nach dem Kopf der Pedizellarie zieht. Diese Fibrillen sind an Präparaten meist korkzieherartig gewunden. Sie liegen zum größten Teil in der Centralmasse des Ligamentes, welche der Bindesubstanz in den übrigen Teilen gleicht. Die Grundsubstanz färbt sich gar nicht und nur der excentrisch gelegene periphere Teil des Ligamentes zeigt die fein granulierte Struktur. (Vergl. den Längsschnitt in Fig. 5 auf Taf. VIII.)

Die Muskulatur.

Wenige Mitteilungen liegen über den Bau der Muskelfasern der Echiniden vor.

VALENTIN[1]) behauptete, daß die Muskelfasern der Stacheln sowohl wie der Laterne eine Streifung zeigen. LEYDIG[2]) hat später dasselbe beschrieben und zugleich eine Längsstreifung beobachtet. Dem hat KÖLLIKER[3]) widersprochen, indem er die der Quere nach zerfallenen Muskelfasern als Kunstprodukte ansieht. Die Querstreifung hat später FRÉDERICQ[4]) geleugnet. Vor diesem Forscher sind wir durch HOFFMANN[5]) näher

1) VALENTIN, Anatomie du genre Echinus, Neuchatel 1842.

2) LEYDIG, Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre, in: Archiv für Anatomie und Physiologie 1854. p. 305.

3) KÖLLIKER, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, Würzburger Verhandlungen, 8. 1858. p. 111.

4) FRÉDERICQ, Contributions etc. Arch. de Zool. exp. 1876.

5) HOFFMANN, Zur Anatomie der Echinen und Spatangen, in: Niederl. Archiv für Zoologie, Bd. 1. 1871.

über den Bau der Muskeln, wie sie am Darm und einigen anderen Organen vorkommen, unterrichtet worden. Er beschreibt die Muskelfasern als breite Fasern, denen zuweilen ein Kern anliegt, aber ein Sarcolemm fehlt.

Echte quergestreifte Muskulatur ist zum ersten Male von GEDDES [1]) und BEDDARD [2]) an den Mundpedizellarien gesehen und abgebildet worden. Über den feineren Bau erfahren wir nichts weiter, als daß ein Sarcolemm beobachtet wurde. Die Abbildungen der glatten Muskelfasern von der Laterne (Taf. 31, Fig. 15, 14) und Oesophagus, wie sie diese Autoren geben, sind mit ihren Runzelungen als Kunstprodukte, durch die Behandlung hervorgerufen, anzusehen. Der letzte Forscher, welcher die Muskulatur der Echiniden bespricht, ist KOEHLER. Er erwähnt nur glatte Muskelfasern und bildet solche von Spatangus purpur. ab. Es sind dies an den Enden zugespitzte, strukturlose Fasern, denen ein Kern außen aufliegt. —

Ich will zunächst die glatte Muskulatur besprechen und daran die quergestreifte anschließen. Nach ihrer Entstehung zerfällt die Muskulatur in solche epithelialen und solche mesenchymatösen Ursprungs. Glatte Muskelfasern sind die am gewöhnlichsten vorkommenden Gebilde. Zerzupft man die Muskelschicht eines Stachels oder einen der drei Adductoren der Pedizellarien (gemmiformes), so erhält man die einzelnen Fasern getrennt voneinander. Es zeigt sich dann, daß jede Faser aus einer anscheinend homogenen, stark lichtbrechenden Substanz besteht, welcher in ungefährer Mitte ein ovaler Zellkern aufliegt, welchen wenig Zellsubstanz umhüllt, oder es ist diese nicht mehr nachweisbar. Diese Muskelfasern lassen sogar schon im lebenden Zustand eine feine Längsstreifung erkennen und leicht kann man eine Faser in Fibrillen zerlegen. Die Längsstreifung ist der Ausdruck der Zusammensetzung aus parallelen, eng miteinander zum Formelement einer Muskelzelle verschmolzenen Fibrillen. Die kontraktile Substanz ist von der Bildungszelle einseitig, und zwar in Gestalt feiner Fibrillen aus-

---

1) GEDDES und BEDDARD, On the histology of the Pedicellariae and the Muscles of Echinus sphaera (FORBES), in: Trans. Roy. Soc. Edinb. v. 30. p. 383.

2) An den tridactylen Pedizellarien fand ich quergestreifte Muskelfasern und veröffentlichte diesen Fund in kurzer Mitteilung, ohne auf die frühere Beschreibung derselben an ophiocephalen Pedizellarien zu erinnern, was ich hiermit bedauernd nachhole.

geschieden worden. Untersuchung in Pikrokarminlösung läßt dieses Verhalten recht deutlich erkennen. An den Enden sind die Muskelfasern zerfranzt, zerfasert, wie sich an entkalkten Präparaten gut konstatieren läßt. Fig. 10 auf Taf. X zeigt solche isolierte längsgestreifte Muskelzellen mit ihren Kernen. An ihren Enden zerfasert sind die Fasern der Pedizellarien und Stacheln, überhaupt die in der Haut liegenden und die Bändermuskeln der Laterne. Erstere sind nicht entodermalen Ursprungs, sondern können entweder ektodermalen, das heißt von Epithelzellen der Epidermis, oder aber mesodermalen Ursprungs, Mesenchymzellen sein. Hierauf komme ich unten zu sprechen.

Die glatten Muskelfasern am Darmtractus im Wassergefäßsystem am Mesenterium sind an ihren Enden spindlig zugespitzt. Auch ihnen liegt außen die Bildungszelle auf. Meist ist ihre Zellsubstanz vollständig geschwunden und nur noch der ovale Kern wahrnehmbar. Auch sie zeigen einen Zerfall in parallele Fibrillen entsprechend einer Längsstreifung an der intakten Faser. Auf dem Querschnitt zeigen diese Muskelfasern eine unregelmäßige eckige bis kreisrunde Gestalt, je nach ihrem Kontraktionszustand. Ihre Länge ist eine sehr verschiedene. Die ausgefranzten Fasern der Adductoren an den gemmiformen Pedizellarien sind bis 1 mm lang (Sphaer. granul.). Auch da, wo die Muskelfasern keinen großen Durchmesser besitzen und Bindesubstanzfibrillen ähneln, entscheidet sofort die Färbung. Alle Muskelfasern färben sich sehr stark, während die echten Bindesubstanzfibrillen sich nur wenig tingieren. Weiter liegen den Muskelfasern die Bildungszelle oder der Rest derselben mit dem Kern außen auf, während die Bindesubstanzfasern in die Länge gewachsene Zellen sind. —

An gefärbten Präparaten der zerfranzten Fasern ist der muskulöse Teil streng unterschieden von den zerfaserten Enden, welche ungefärbt bleiben oder doch nur ganz gering den Farbstoff aufnehmen.

Unter den an ihren Enden zerfaserten Muskelfasern verdienen besonderer Erwähnung die Bandmuskeln (wie ich ihrer Gestalt wegen dieselben zu nennen vorschlage), welche im Kauapparat sich finden. Diese Muskulatur besteht aus abgeplatteten 0,04 mm breiten Gebilden, welche eine Länge von 1,3 mm besitzen (ausgewachs. Dorocidaris papp. cons. in 0,3 Prozent Chromsäure). Die bandförmigen Muskeln liegen mit ihren Breitseiten aneinander.

Fig. 7 auf Taf. X zeigt zwei Muskelfasern, Fig. 9 dieselben quer durchschnitten. Ihre Anordnung im Kauapparat geht aus Fig. 11 Taf. XVIII hervor.

Eine ungemein deutliche und leicht wahrnehmbare Längsstreifung, die parallel zur Längsaxe geht, zeigt, daß jedes Muskelblatt sich aus Fasern zusammensetzt, die leicht durch Zerzupfen von einander getrennt werden können. Dem Muskelblatt liegen außen auf einzelne ovale Kerne in unregelmäßigen Abständen. Nimmt man nun das leichte Zerlegen jedes Blattes in einzelne Fasern hinzu, so folgt daraus, daß wir hier nicht einzellige Muskeln vor uns haben, sondern ein komplizierteres Gebilde. Eine Reihe von Muskelfasern liegen in einer Ebene angeordnet nebeneinander zu einem Blatt verbunden. Jedes solche Muskelblatt wird von einer dünnen homogenen Scheide umhüllt, welcher der Cölombelag, aus abgeplatteten Wimperzellen bestehend, aufliegt. Über die erste Anlage der Muskelblätter kann ich nichts angeben. An den jüngsten mir zur Untersuchung vorliegenden Seeigeln (Durchmesser 0,8 mm) waren sie schon vorhanden. —

Verzweigte Muskelfasern fand ich im Wassergefäßsystem und zwar in der Wandung der Ampullen. Die einzelnen Fasern geben in ihrem Verlauf kurze Zweige ab, die sich mit den benachbarten Fasern verbinden und so entsteht ein dichtes Netzwerk, wie es Fig. 4, Taf. XIV von einem jungen Sphaerechinus wiedergiebt, und wie es schon früher beschrieben worden ist.

Auf die Muskelbänder, welche sich ausspannen zwischen den Kiefern und dem inneren Auricularrande, und zwischen den Auriculae selbst inserieren, möchte ich besonders aufmerksam machen, da die Muskelfasern derselben wegen ihrer Länge besonders gut sich zur Untersuchung eignen und eine Längsstreifung sehr deutlich wahrzunehmen ist.

Die Muskelfasern besitzen eine Länge von über 1 cm (geschl.-reif. erwachs. Sphaerech. granul.), gehören also mit zu den größten bekannten glatten Muskelfasern überhaupt. Ihre Dicke beträgt etwa 0,06 mm, die Fasern sind annähernd drehrund. An ihren Enden sind sie zerfasert, und sehr leicht kann man die einzelne Muskelfaser entsprechend der Längsstreifung in Fibrillen in ganzer Länge zerzupfen.

Eine andere Frage ist es, ob diese Muskelfasern als Muskelzellen zu gelten haben, oder aber vielkernig sind. Dies ist nicht leicht zu unterscheiden, weil Bindesubstanz mit Kernen und

Zellen zwischen den Fasern die Interstitien ausfüllt und denselben eng anliegt. Zerzupft man in einzelne Fasern und färbt mit wässeriger essigsaur. Methylgrünlösung, so treten die Kerne schnell und deutlich hervor. Man findet dann länglich-ovale Kerne von einer Länge 0,05 mm und einer Breite 0,01 mm, welche der Muskelfaser aufliegen. Hier und da läßt sich eine schwache Körnelung an den beiden Enden der Zellkerne erkennen, welche als Rest der Zellsubstanz der Bildungszelle aufzufassen sein wird.

Quergestreifte Muskelfasern habe ich an den Mundpedizellarien und den stiletförmigen tridactylen Pedizellarien angetroffen. Zur Untersuchung eignen sich die letzteren besonders wegen ihrer Größe. Die Fasern der drei Adductoren zeigen die Querstreifung sehr deutlich bereits in frischem Zustande. Diese Muskelfasern der Adductoren der Greifzangen zeigen die gewöhnliche Anordnung, sie verlaufen parallel zu einander und zerfasern an ihren beiden Enden. Die Querstreifung hört da auf, wo die Zerfaserung beginnt. Die einzelnen Muskelfasern lassen sich leicht voneinander isolieren, und man findet jeder in der ungefähren Mitte (die Länge beträgt im kontrahiertem Zustand 0,6 mm) einen länglich-ovalen Kern außen aufliegen, hier und da war eine fein gekörnte Substanz um denselben noch nachweisbar, der Rest der Zellsubstanz der Bildungszelle. Zu jeder Muskelfaser gehört ein Kern, sodaß dieselbe also eine einfache, einkernige, sehr verlängerte Zelle darstellt, deren Substanz bis auf einen kleinen Rest in kontraktile Substanz umgewandelt ist. Zerzupft man einen Adductor in Pikrokarmin und untersucht hierauf in Glycerin, so treten die helleren und dunkleren Querstreifen hervor. Das Sarcolemm als äußerst feines dünnes Häutchen hebt sich bei dieser Behandlung von der Faser deutlich ab. Die Fasern sind annähernd drehrund und besitzen bei mittlerer Kontraktion einen Durchmesser von ungefähr 0,0028 mm (Centrostephanus longispinus), ihre Länge schwankt zwischen 0,5—0,7 mm.

Durch Maceration kann man die einzelnen Muskelfasern der Länge nach in feinste parallele Fibrillen zerlegen. Jede Faser zerfällt in etwa 4—6 feinste Elemente, deren jedes die Querstreifung noch zeigt.

Die Muskelfaser im ausgestreckten Zustande zeigt die Krause'schen Querscheiben schon an frischen Präparaten sehr

schön. Auch hier zeigten sich die tridactylen Pedizellarien von Centrosteph. longisp. als günstig zur Untersuchung.

An der Muskulatur der Mundpedizellarien ist die Streifung schwieriger zu erkennen, auch verschwindet sie bei Zusatz bestimmter Reagentien, und besonders an Schnittpräparaten war sie oft kaum noch wahrnehmbar.

An den beiden genannten Arten von Pedizellarien fand ich quergestreifte Muskelfasern bei folgenden Formen: Centrostephanus longispinus Pet., Dorocidaris papillata A. Ag., Arbacia pustulosa Gray, Strongylocentrotus lividus Brand, Sphaerechinus granularis A. Ag., Echinus acutus Lam., Echinus microtuberculatus Blainv. —

Beide Formen von Pedizellarien zeichnen sich durch die rasche energische und plötzliche Kontraktion ihrer Muskulatur aus. Das tritt besonders bei den Greifzangen der tridactylen Pedizellarien hervor, die bei der Bewegung zur Anheftung an fremde Gegenstände dienen.

Quergestreifte Muskelzellen habe ich auch an den rotierenden Analstacheln (s. diese) von Centrosteph. longisp. angetroffen. Alle übrigen Stacheln besitzen glatte Muskelzellen.

Über die Entstehung der Muskelfasern liegen bei Echiniden keine näheren Angaben vor. Da wir es mit typischen Enterocöliern zu thun haben, so ist mit Hertwig anzunehmen, daß der größte Teil der Muskulatur epithelialen Ursprungs ist. Dies würde für die gesamte Muskulatur gelten mit Ausnahme der Muskeln, welche an bestimmten Körperanhängen auftreten, nämlich an den Pedizellarien, Stacheln und Sphäridien. (An den Füßchen sind die Längsfasern sicher epithelialen Ursprunges.) An den vorgenannten Organen sind die Muskelfasern an ihren Enden zerfasert und in Verbindung mit den Fibrillen der Bindesubstanz. Die direkte Beobachtung überzeugte mich, daß die gesamte Muskulatur der Pedizellarien sowie der Stacheln aus Bindegewebszellen entsteht, wobei der Kern dieser Zellen der Muskelfaser außen aufliegen bleibt.

Die erste Anlage der Stacheln wie Pedizellarien besteht in einer kuppelförmigen Erhebung der Bindesubstanz, welche vom Epithel überzogen wird. Ein Längsschnitt durch eine solche warzenförmige Erhebung zeigt folgendes. Unterhalb der Epidermis liegen in der Bindesubstanz Zellen in solcher Menge angehäuft, daß sie kaum voneinander unterschieden werden können. Aus diesen Zellen entsteht durch Wucherung einmal die Bindesubstanz

der Pedizellarien, das Ligament etc., die Kalkgebilde, und zweitens die Muskulatur. Ein Längsschnitt durch ein weiter vorgeschrittenes Stadium zeigt, wie ein Teil dieser Zellen zur Bildung der drei Adductoren der Greifzangen sich anschickt. Dann sieht es aus, als ob die Zellen in die Länge wüchsen. Das Endstadium zeigt eine Muskelfaser, der außen ein Kern aufliegt. Es hat sich somit der gesamte Zellleib zur kontraktilen Substanz differenziert. Diese Art der Entstehung von Muskelfasern beobachtete ich an jungen Sphaerechin. granul. von 6 mm Länge. Daß bei allen Echiniden die Fasern der Stacheln wie Pedizellarien auf diese Weise entstehen müssen, ist eigentlich schon aus ihrer Lagerung zu schließen. (Fig. 17 Taf. XI).

II. Abschnitt.

Die irregulären Seeigel.

Kapitel 1.

Die Anhänge der Körperwand.

Außer den Stacheln sind es vorzüglich die Ambulacralfüßchen in ihrer verschiedenen Gestalt, welche das Interesse in Anspruch nehmen. LOVÉN[1]) unterscheidet vier verschiedene Formen von diesen Organen bei den Spatangiden, nämlich: 1. einfache, zur Bewegung dienende Ambulacralfüßchen mit abgestumpften oder abgerundeten Spitzen ohne Saugscheibe; 2. solche mit Saugscheibe; 3. Gefühlsfüßchen, die er nach ihrer Form pinselförmige nennt, und endlich 4. die sogenannten Ambulacralkiemen. Von diesen kommen der Gattung Spatangus die Gefühls- und Saugfüßchen sowie die Kiemen zu, wie schon JOH. MÜLLER[2]) bekannt war.

Die pinselförmigen Sinnesfüßchen.

(phyllodean pedicels von LOVÉN.)

Mit diesen, vorzüglich als Sinnesorgane dienenden Füßchen, die sich um den Mund angeordnet finden sowie den After umstehen, beginne ich die Beschreibung.

---

1) LOVÉN, On Pourtalesia a genus of Echinoidea, Stockholm 1883, pag. 43, in: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bandet 19. No. 7.

2) JOH. MÜLLER, Über den Bau der Echinodermen, in: Abh. d. K. Akad. d. Wiss. in Berlin 1854, sep. p. 26. pl. III. ebenda citiert.

[illegible] Form dieser Sinnesfühlchen [illegible]

Jedes Sinnesfühlchen besteht aus einem Stiel [illegible] auf seinem freien Ende eine [illegible] Platte trägt, welche auf ihrer Oberseite mit kolbenförmigen [illegible] ist. Diese [illegible] wie die Haare eines Pinsels [illegible]. Der Stiel [illegible] wie die Platte ist hohl und kommuniziert [illegible] Höhlung mit dem Wassergefäßsystem (Fig. 4 Taf. XVI).

Ein Längsschnitt durch ein pinselförmiges Sinnesfühlchen [illegible] Anordnung erkennen (vergl. Fig. 5 auf Taf. XVI).

Der Stiel setzt sich zusammen aus dem Epithel, welches aus einer Lage von je nach dem Zustand der Kontraktion [illegible] oder kubischen Zellen besteht, einer Bindesubstanzschicht von geringer Entwicklung, und nach innen von dieser einer Längsmuskelschicht und endlich dem Innenepithel, aus wimpernden abgeplatteten Zellen bestehend.

Basalwärts von der Epithelschicht verläuft ein Nervenzug, aus feinsten Fibrillen sich zusammensetzend. Er ist stets deutlich von den übrigen Geweben abgesondert.

Die Längsmuskelschicht setzt sich zusammen aus einer Lage parallel zu einander verlaufender Fasern von gewöhnlichem Bau. An dem plattenförmigen Ende angekommen, verlaufen sie in der gleichen Richtung weiter parallel zu einander bis zur Peripherie derselben.

Die Endplatte ist ebenfalls hohl, wie ich schon angab, wird aber von einer Anzahl von Membranen oder Scheidewänden durchsetzt, welche ihr Lumen in eine Menge von koncentrischen Räumen einteilen würden, wären diese Scheidewände nicht durchbrochen.

Dieselben Schichten, die sich auf dem Stiel finden, setzen auch die Wandung der Endplatte zusammen. Nur fehlt auf ihrer oberen Seite die Muskulatur.

Die quer den Hohlraum durchsetzenden Membranen bestehen aus einer centralen Schicht Bindesubstanz, Muskelfasern und dem allgemeinen Innenepithel, welches in Gestalt abgeplatteter Wimperzellen dieselben überzieht (vergl. Fig. 8 auf Taf. XVI). Diese Mem-

branen stellen ein festeres Gefüge zwischen der oberen und unteren Wandung der Endplatte her und können vielleicht auch durch Kontraktion zur Entleerung der Inhaltsflüssigkeit beitragen.

Auf der Oberfläche der entweder eine glatte Fläche darbietenden oder aber an ihrer Peripherie nach oben ein wenig umgeschlagenen Endplatte stehen die kolbenförmigen Filamente, nur einen kleinen Raum im Centrum der Platte frei lassend [1]).

Diese Filamente enden kolbenförmig. Sie besitzen einen central gelagerten Kalkstab, welcher mit einem Fußstück in der Wandung der Endplatte endigt, (Fig. 17, Taf. XVI), während er bis in das kolbenförmig angeschwollene Ende sich verfolgen läßt; hier endet er abgestumpft.

Das Epithel, welches die Endplatte überzieht und aus annähernd kubischen Zellen besteht, setzt sich auf die Kolben fort, deren Axe aus Bindesubstanz gebildet wird, in welcher der Kalkstab liegt. Basalwärts vom Epithel liegen aus feinsten Fäserchen sich zusammensetzende Gebilde, die Nervenzüge, welche zur Spitze ziehen, in welcher das Epithel eine besondere Bildung zeigt. Die kolbenförmige Anschwellung kommt durch die Verdickung der Epithelschicht zustande. Besonders nach der dem Centrum der Platte zugekehrten Seite ist dasselbe stark verdickt. Ist die Platte vollkommen flächenhaft ausgebreitet, so müssen diese verdickten Teile der Enden natürlich nach oben emporragen.

Lovén [2]) hat über Endigungen der Nerven in diesem Epithel bei Bryssopsis lyrifera einige Angaben gemacht. Er sagt: „From a thin layer, a plexus surrounding the homogeneous central substance, numerous nervous fibres are seen to traverse the connective tissue towards the inside of the extermal tegument, and there to form nucleated multipolar cells in close proximity and connexion with the bases of very minute, scattered, rigid and motionless hair-like processes on the external surface, which is devoid of vibratile cilia.“

Auf Schnitten durch die kolbenförmigen Enden fand ich bei Spatangus purpureus folgendes: Das stark verdickte Epithel setzt sich zusammen aus fadenförmigen Zellen, deren ovale Kerne in verschiedenster Höhe derselben liegen können, bald mehr der Peripherie genähert, bald mehr in der Mitte oder dem basalen Teile

1) Figur 5 zeigt die Endplatte stark nach oben gekrümmt. Es ist dieses Verhalten auf die Einwirkung des Alkohols bei der Tötung zu setzen und im Leben nicht der normale Fall.

2) On Pourtalesia, a genus of Echinoidea etc. pag. 45.

der Zelle. Der Zellleib verlängert sich in feinste Fibrillen, wie sich an Macerationspräparaten erkennen läßt. Eine glashelle Cuticula überzieht die Oberfläche des Epithels (Alkoholpräparat). Hier und da sind noch starre Borsten, die senkrecht der Oberfläche aufsitzen, erhalten. Eine Differenz im Bau dieser Epithelzellen, welche sie in Stütz- und Sinneszellen trennen würde, konnte ich nicht direkt wahrnehmen, glaube aber, daß das Verhalten dieser feinen Zellen dasselbe sein wird, wie ich es oben des öfteren geschildert habe. Auf Längsschnitten (vergl. Fig. 7 auf Tafel XVI) war es mir nie möglich, mich genau zu informieren, ob die Fortsätze einzelner Epithelzellen, die an Macerationspräparaten auftraten, wirklich in die epitheliale Nervenfaserplatte eintreten. Nach Analogie der bei den Echiniden gefundenen Verhältnisse dürfte dies aber mit Recht gefolgert werden können.

Fig. 7 auf Taf. XVI zeigt das Epithel mit der Nervenfaserplatte. Als eine teils fein gekörnte, teils fasrige Masse — je ob die Nervenfasern der Quere oder der Länge nach durchschnitten waren — tritt dieselbe dem Beobachter entgegen. Sie setzt sich fort in Nervenfaserbündel, welche subepithelial gelagert in der Stielwandung hinabziehen, um an der Basis sich in die Hautnerven fortzusetzen.

Zwischen den Epithelzellen auch des Kolbens trifft man auf reichliche Pigmentzellen, deren Pigment sich in Alkohol gut erhält, was ja nicht für die Pigmente aller Chromatophoren der Echinodermen gilt, beispielsweise nicht die der Augenflecke bei den Seesternen [1]).

Es fragt sich nun, ob die kolbenförmigen Filamente jedes für sich beweglich sind, oder aber nur passiv bewegt werden können, indem die Endplatte, auf welcher sie stehen, durch ihre Muskulatur oder durch die Querwände eine verschiedene Lage einnimmt. Muskelfasern treten in den Filamenten nicht auf, an dem verbreiterten Basalende des Kalkstabes inserieren jedoch Fasern, welche aber bindegewebiger Natur zu sein scheinen, und auch durch diese erscheint es deshalb nicht möglich, daß die einzelnen Filamente selbständig eine Bewegung ausführen können. Beobachtungen am lebenden Tiere konnte ich aus Mangel an Material nicht ausführen [2]). An jungen Spatangen von 2 cm Längsdurchmesser

1) Vergl. Heft 2 pag. 17.

2) Während mir reguläre Seeigel in unglaublicher Menge täglich von der zoologischen Station gestellt wurden, konnte ich Spatangiden

sind die Füßchen nur mit wenigen (10 oder mehr) Filamenten besetzt. Diese nehmen mehr und mehr zu, um endlich in solcher kaum zählbaren Menge vorhanden zu sein, wie es Fig. 4 auf Taf. XVI zeigt. Um den Mund sowohl wie um den After stehen diese Organe in regelmäßiger Anordnung. In der Mehrzahl jedoch auf der Mundhaut. Zwischen ihnen trifft man auf die kleinen Sphäridien, die in großer Menge regellos zerstreut sich finden.

Zum Schluß muß ich nochmals die Pigmentzellen erwähnen, welche in bizarren Formen besonders auf den Filamenten vorkommen. Ein Teil dieser Pigmentzellen liegt im Epithel, und zwar ganz in der Peripherie vor den Kernen der Epithelzellen. An alten ausgewachsenen, in Alkohol konservierten Exemplaren ist das Pigment zum größten Teil entfernt. Die Zellen erscheinen dann als helle Räume, in denen der kuglige Kern sich abhebt. Solche Zellen geben bei Flächenansicht ein Bild, wie es LOVÉN von Bryssopsis abgebildet hat. Diese Zellen bildet er mit langen Stielen besetzt ab, es ist sein Sinnesepithel.

Die Rosettenfüſschen des vorderen Ambulacrums.

Die Ambulacra bilden bei den Spatangiden bekanntlich nur eine vierblättrige Rosette, weil das vordere derselben abweichend gebildet ist. Bei der Gattung Spatangus (spec. Sp. purpureus Leske) liegt dieses Ambulacrum in einer tiefen Rinne. Hier stehen in zwei Reihen angeordnet Füßchen, welche in ihrer Gestalt abweichen von den soeben beschriebenen pinselförmigen.

Sie sind in vollkommen ausgestrecktem Zustand länger und schmächtiger als diese. Ihre Länge beträgt an konservierten Tieren mehrere Millimeter. Fig. 9, Taf. XVI zeigt ein solches Füßchen. Dem Fußteil sitzt eine Platte auf mit kreisförmig in einer Reihe angeordneten, radiär gestellten, eigentümlich geformten Gebilden. Diese Fühler, wie ich sie nennen will, beginnen mit einer breiten Basis, verschmächtigen sich, um dann mit einer kugligen Anschwellung zu enden. Ihre Zahl beträgt 12. In jedem

während meines Aufenthaltes (Herbstferien 1885) in Neapel nur selten lebend erhalten, es waren dann sehr junge Tiere, und mußte ich mich auf Material, welches mir später in vorzüglicher Weise von Lo BIANCO SALVATORE konserviert worden war, beschränken.

derselben läßt sich in der Axe ein zierlich gebauter Kalkstab erkennen, welcher mit einer Verbreiterung in der Platte endigt. Hier liegen diese Endverbreiterungen nebeneinander und täuschen so eine Rosette vor (siehe die Fig.).

Der Bau dieser Rosettenfüßchen, wie ich sie zum Unterschied der pinselförmigen Füßchen nennen will, ist folgender. Sie sind wie die letzteren, hohl und zwar bis zur Platte. Ihr Lumen steht mit dem Ambulacralgefäß in Kommunikation und jedes Füßchen besitzt eine kleine Ampulle. Ihre Wandung besteht aus einem wimpernden Außenepithel, dessen Zellen je nach dem Kontraktionszustand bald abgeplattet, bald mehr kubisch erscheinen. Pigmentzellen lagern in großer Menge zwischen ihnen. Unterhalb dieser Epithelzellen verlaufen die Nervenfasern, zu einem Bündel angeordnet, parallel zur Fußaxe. Eine Bindesubstanzschicht mit rings- und längsverlaufenden Fasern folgt unterhalb des Epithels und nach innen von diesem eine kräftig entwickelte Längsmuskelschicht.

Die Fühler selbst sind solid, ihre Axe wird von der Bindesubstanz gebildet, wie die Platte selbst. Wenige Fasern und Zellen finden sich, und herrscht die Grundsubstanz vor, in welcher die einzelnen Kalkstäbe mit ihren breiten Basen liegen. Die Stäbe reichen bis zur Spitze der einzelnen Stäbe. Der kuglige Kopf wird zum größten Teil aus dem mächtig verdickten Epithel gebildet, welches sich aus langen, feinen, schmächtigen Zellen zusammensetzt. Basalwärts von denselben ist die Nervenfaserschicht plattenförmig ausgebreitet, in gleicher Weise, wie es in den Enden der einzelnen Fühler der pinselförmigen Füßchen von mir oben abgebildet wurde. An Macerationspräparaten läßt sich hier und da verfolgen, wie feinste basale Fortsätze der Epithelzellen zwischen diese Nervenplatte eintreten. Wenn der hier nicht mit großer Sicherheit, wie an anderen Objekten (vergl. oben), von mir beobachtet werden konnte, so war das Material daran Schuld. Frische Spatangiden lagen mir aber nicht zur Untersuchung vor, und mußte ich sehen, wie weit ich an allerdings vorzüglich konserviertem Material käme, und mit den angegebenen Resultaten zufrieden sein.

Die Saumlinien (Fasciolae s. Semitae).

(Spatang. purpur.).

Den Spatangiden kommen die eigentümlichen bandförmigen Streifen auf der Haut zu, welche bald auf dem Rücken, bald am After besondere Felder umgrenzen. Sie werden durch wenig

Millimeter lange an den Enden keulenförmig verdickte Stacheln gebildet, die dicht gedrängt nebeneinander in Linien angeordnet sind. Die starke Wimperung ihrer Epithelzellen ist schon lange bekannt.

Zur Untersuchung entkalkte ich Teile der Rückenhaut, auf welcher sich eine von Stacheln gebildete Fasciole befand, und zerlegte sie hierauf in Vertikalschnitte. Fig. 11, Taf. XI zeigt einen solchen Schnitt. Die kleineren Stacheln sind weniger beweglich als die größeren, wie schon aus ihrer Längsmuskulatur ersichtlich ist. Sie sind nicht wie die großen Stacheln auf über die Oberfläche der Haut hervorragenden Höckern eingerenkt. Die Muskulatur, welche ihnen eine nur sehr beschränkte Bewegung ermöglicht, ragt nicht über verdeckte Epidermis hervor. Die Stachelwarzen mit denen die keulenförmigen Stacheln durch die Muskeln verbunden sind, liegen unterhalb der Epithelschicht. Diese letztere ist auf den Saumlinien 0,05 mm hoch, also beträchtlich höher, als es an anderen Körperstellen der Fall ist. Diese Höhe kommt dadurch zustande, daß in den Saumlinien die Hautnerven zu einer ungewöhnlich reichen und starken Entwickelung gekommen sind.

Die Zellen, welche das Epithel in den Saumlinien bilden, sind Stützzellen und Sinneszellen. Die Epithelstützzellen lassen sich auf Schnitten leicht erkennen. Die spindlige Stützzelle entsendet nach der Peripherie einen kurzen Fortsatz, nach der Basis einen langen, hyalinen, starken Fortsatz, welcher senkrecht die Nervenmasse durchsetzt bis zur dünnen Basalmembran. Diese Fortsätze sind 0,04 mm lang. Die Nervenfasern sind in Zügen angeordnet, welche in verschiedenen Richtungen verlaufen. Fig. 11 zeigt solche Züge zwischen zwei Stacheln quer durchschnitten, während der größte Teil parallel zur Richtung der Saumlinie zu verlaufen scheint.

Vergleicht man nun Schnittserien durch andere Gegenden der Körperwand, so ergiebt sich, daß in den Fasciolen die epitheliale Nervenfaserschicht die stärkste Entwicklung erreicht hat. Am Scheitelpol sind sie allein in ähnlicher Weise vorhanden (vergl. unten „Hautnerven").

Das Nervensystem.

Das Nervensystem bietet dieselben Verhältnisse, wie sie bei den Echiniden uns entgegentraten, und werde ich mich deshalb möglichst kurz zu fassen haben.

Um die Mundöffnung gelagert liegt der Nervenring eingeschlossen in einem Schizocölraum in gleicher Weise, wie das bei den regulären Formen der Fall war. Von diesem cirkulären Schizocölraum gehen die den Darm begleitenden Blutlakunen ab, man hat also denselben als den oralen Blutlakunenring zu bezeichnen.

Ein Schnitt durch die Oberlippe und Unterlippe von Spatangus purpureus (Fig. 2, Taf. XVII) in der Richtung von *a b* geführt, giebt das in Fig. 3 abgebildete Verhalten. Das die Ober- wie Unterlippe überkleidende Hautepithel setzt sich in die Mundöffnung fort und geht in das Epithel des Schlundes über, hier Zotten bildend. Mit *GR* ist der quer durchschnittene Nervenring, der Gehirnring, bezeichnet, welcher bei seinem Verlaufe auf der Unterseite der Oberlippe ebenso wie auf der Unterseite der Unterlippe in einen Hohlraum, einen Schizocölraum, den oralen Blutlakunenring, zu liegen gekommen ist (*BLR*). Nach außen von diesem Hohlraum verläuft der Wassergefäßring *WGR*.

Ein vertikaler Schnitt durch ein Ambulacrum zeigt den ambulacralen Nervenstamm ebenfalls in einem Schizocölraum gelagert, welchen er in zwei Hälften teilt, und centralwärts von demselben das Wassergefäß gelagert. Woher die vielen Hohlräume kommen, welche Koehler[1]) zeichnet, ist mir nicht begreiflich. Ich kann sie nicht anders als für Kunstprodukte erklären und sie als durch die Konservierung der Spatangen entstanden ansehen. Immer, um dies besonders zu betonen, ist der Bau der Ambulacralnerven und des ambulacralen Wassergefäßes bei regulären wie irregulären Seeigeln vollkommen übereinstimmend, immer liegt der Nervenstamm in einem Schizocölraum.

Von den ambulacralen Nervenstämmen gehen zu den Füßchen, überhaupt zur Haut, in derselben Weise wie es bei den regulären Formen geschildert wurde, die Nervenzüge ab. Ein Vertikalschnitt durch ein Ambulacrum (in der Nähe der Geschlechtsplatten) von Spatangus purpureus zeigt folgendes: In das kleine Füßchen führt ein blind endender Kanal der vom ambulacralen Wassergefäß ausgeht. Vom Nervenstamm, der der Quere nach durchschnitten ist, geht ein Nervenzug aus, sich an den Kanal eng anschmiegend, um, am Epithel angekommen, sich in mehrere Äste zu zerspalten. Ein Nervenast zieht zur Spitze des Füßchens,

1) Koehler, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. Taf. 5, Fig. 35.

in welcher Sinneszellen liegen; die Hauptmasse verzweigt sich jedoch zwischen den Fortsätzen der Epithelstützzellen gelagert. Der Anfangsteil des vom ambulacralen Nervenstamm abgehenden Nervenastes wird noch auf eine kurze Strecke von einer Fortsetzung des Schizocölraumes umhüllt.

An den Stacheln der regulären Seeigel beschrieb ich einen basalen Nervenring. Auch den irregulären Spatangiden kommt derselbe zu und ist hier noch besser, besonders an den größeren Stacheln, zu beobachten.

Der feinere Bau des Nervensystems läßt sich mit wenigen Worten schildern. Sowohl im Gehirnring, wie in den fünf ambulacralen Nervenstämmen ist der Bau der gleiche. Feinste Nervenfibrillen, zwischen denen bipolare, seltener multipolare Ganglienzellen liegen, und zwar unregelmäßig zerstreut, nie zu Ganglien angehäuft, setzen die Hauptnervenstämme zusammen. Die excentrisch gelegene, also die der Epidermis zugewendete Oberfläche der Nervenstämme ist von einer Schicht von Zellen bedeckt, deren kugelige bis ovale Kerne sich wie bei Asteriden und regulären Seeigeln dunkel färben. Diese Zellen, deren Zellleib kaum erkennbar ist und an Macerationspräparaten unregelmäßig gezackt erscheint und sich fast gar nicht mit Karmin u. s. w. tingiert, liegen in nur einer Schicht bei Spatangus purpureus. Sie besitzen keine Fortsätze, welche die Nervenschicht senkrecht durchsetzten und als Stützfasern zu gelten haben würden, sondern liegen wie die Zellen eines Epithels nebeneinander.

Will man diese vom Körper-Epithel abstammenden Zellen (phylogenetisch und ontogenetisch) als Ganglienzellenbelag ansehen, so steht dem nichts im Wege. Mir scheint aber die Deutung als Deckzellen mehr für sich zu haben, zumal wenn man die Verhältnisse, wie sie bei Seesternen und Holothurien sich finden, mit berücksichtigt. Daß die Ganglienzellen, die zwischen den Nervenfasern liegen, als aus diesem Epithel ausgeschiedene Zellen phylogenetisch und auch ontogenetisch anzusehen sind, ist wohl sicher, nur möchte ich den Rest dieser Zellen, die nach wie vor als Epithel, als Schutz funktionieren, nicht ebenso als Ganglienzellen gedeutet wissen, solange nicht zwingende Gründe hierzu vorliegen. Und die Verhältnisse, wie sie die Würmer mit ihren Nervenstämmen mit Ganglienzellenbelag zeigen, dürfen hierzu nicht verleiten, wie es bei Frédéricq beispielsweise geschehen ist.

Von besonderem Interesse sind bei den Spatangiden die peripheren Nerven, die

Hautnerven.

In beinahe noch größerem Maße sind dieselben bei den irregulären Seeigeln entwickelt, als es bei den regulären der Fall war.

Zunächst ist hervorzuheben, daß alle Hautnerven stets eine epitheliale Lagerung haben und von der Cutis, der Bindesubstanzschicht, durch eine feine Basalmembran abgegrenzt liegen. Dieses Verhalten erinnert an die Verhältnisse der Asteriden.

Über die Hautnerven, ihren Bau, sowie den des Epithels sind bei den Spatangiden bisher wenige oder keine Beobachtungen angestellt, so daß ich sogleich zur Darlegung meiner Untersuchungen übergehen kann.

Der Verlauf und Bau der Radialnervenstämme, sowie der seitliche Austritt von Nervenästen ist derselbe wie bei den Echiniden. 1) Von den zu den Füßchen ziehenden Nervenästen, welche die in diese Organe mündenden Wassergefäßäste begleiten, stammt ein Teil der peripheren, epithelialen Nervenfasern her; 2) ein anderer geht direkt ab von den Radialnervenstämmen, tritt in die Körperwand ein, um, die Cutis durchsetzend, in das Epithel einzutreten.

Zur Schilderung des ersteren Verhaltens diene ein Vertikalschnitt durch die Rückenwand, welcher den Radialnervenstamm durchquert. Der Nervenast zieht neben dem Wassergefäß, diesem dicht aufliegend, zum Hautepithel und breitet sich mehr und mehr aus, indem ein Teil seiner Fasern zum Ende des Füßchens, ein anderer zwischen den Epithelzellen, und zwar zwischen den basalen Fortsätzen der Stützzellen seinen Weg nimmt.

Der Bau des Epithels ist bei Spatangus, Bryssus und Echinocardium derselbe. Fig. 11 gehört zu Spatang. purp. Vortrefflich eignet sich Echinocardium zur Untersuchung, da hier das Epithel auf der Rückenfläche (in der Umgebung der Madreporenplatte) einen Durchmesser von 0,02 mm besitzt. Hier trifft man auf jedem Schnitt auf Nervenfasern, so besonders da, wo Saumlinien

verlaufen. Fig. 11 auf Taf. XVI zeigt einen Vertikalschnitt durch die Rückenhaut von Echinocard. mediterr. Drei keulenförmige Stacheln der Semiten sind der Länge nach durchschnitten. Mit *K* ist die Axe derselben bezeichnet, welche den Kalkstab enthält, welcher durch Entkalken verloren gegangen ist. Mit *m* wurden die Musculi flexores bezeichnet, mit *ep* das Epithel. Die Zellen, welche dasselbe zusammensetzen, sind von verschiedener Gestalt. Einmal sind es solche mit starrem, stark lichtbrechendem, basalem Fortsatz, welche die epitheliale Nervenfaserschicht senkrecht durchsetzen und bis zur Basalmembran *M* ziehen. Diese Zellen sind die Stützzellen. Ihr Zellleib ist ungemein klein und schließt den kugelig bis ovalen Zellkern ein; unterhalb desselben ist die Zelle in den schon beschriebenen Fortsatz verlängert. Außer diesen Zellen gelang es mir, an Macerationspräparaten feine Zellen nachzuweisen, die sich basalwärts in einen oder mehrere haarförmige Fortsätze fortsetzten, welche, ungemein hinfälliger Natur, nur selten erhalten waren, dann aber zwischen der Nervenfasermasse noch verfolgt werden konnten. Diese Zellen, die ich als Epithelsinneszellen deuten muß, sind über die ganze Rückenfläche verbreitet. An frischen Echinocardien werden sie sich mit leichterer Mühe isolieren und ihre Fortsätze erhalten lassen. Was nun die Nervenfaserschicht selbst anlangt, so zeigt ein Blick auf Figur 11 die Mächtigkeit derselben im Vergleich zum ganzen Epithel. Die feinen Fasern lassen sich auch an den entkalkten Hautstücken deutlich verfolgen, sowie auch die Ganglienzellen deutlich hervortreten. Auch hier ist der Zellleib der Ganglienzellen sehr klein und umhüllt den ovalen Kern. Die Zellen erreichen eine nur geringe Größe. Sie sind meist bipolar.

Zwischen den Stacheln, besonders wo diese dicht gedrängt stehen, sind die Nervenfasern *nf* zu Bündeln vereinigt, welche ein ähnliches Bild wie Fig. 11 zeigen.

Mit *N* ist der direkt vom Hautnervenstamm (Radialnervenst.) sich abzweigende Hautnerv bezeichnet, welcher zwischen den Kalkstücken der Cutis hindurchtritt. Er setzt sich zusammen aus den Nervenfasern mit unregelmäßig eingestreuten Ganglienzellen, die bald peripher, bald in der Tiefe der Nervenfasern liegen.

An dieser Stelle will ich gleich noch erwähnen, daß die größeren Stacheln dieselben basalen Ringnerven besitzen, wie ich

sie an den Stacheln der regulären Formen aufgefunden habe[1]). Da eine volle Übereinstimmung im Bau dieser Gebilde bei Echiniden und Spatangiden besteht, so beschränke ich mich auf diese kurze Notiz und lasse eine Erläuterung durch Abbildungen beiseite.

Das Nervensystem des Darmtractus.

Auf Querschnitten durch die Darmwandung fallen in der Bindesubstanzschicht derselben ovale bis kreisrunde Gebilde auf, welche von einer feingekörnten Substanz gebildet zu sein scheinen (vergl. Figur 4 auf Tafel XVII). In letzterer Figur sind dieselben mit *Nqu* bezeichnet. Sie liegen bald unterhalb des das Darmlumen auskleidenden Epithels, bald mehr in der Tiefe der Bindesubstanzschicht, der Längsmuskularis aufliegend. Die feingekörnte Masse schließt große Kerne ein, die von wenig Zellsubstanz umgeben sind; weiter liegen solche Zellen peripher. Wie nun Längsschnitte durch die Darmwandung zeigen, handelt es sich um quer durchschnittene Nervenbündel, welche parallel zur Längsaxe des Darmes verlaufen. Die feingekörnte Masse sind die quer durchschnittenen Nervenfasern, die großen Kerne mit der wenigen Zellsubstanz die Ganglienzellen. Jedes der auf dem Querschnitt eiförmigen Nervenfaserbündel scheint von einer feinen Hülle umgeben und so von der dasselbe umgebenden Bindesubstanz abgegrenzt. Aus diesem Nervenfaserbündel treten Nervenfasern zu den Muskelfasern wie zu dem inneren Darmepithel ab, wie auf Schnittserien sich verfolgen läßt. Zwischen diesem Darmnervensystem und dem ovalen Gehirnring besteht ein direkter Zusammenhang. Es läßt sich nachweisen, daß die Nervenbündel aus letzterem ihren Ursprung nehmen. Bei allen untersuchten Gattungen der irregulären Seeigel fand ich das gleiche, bisher übersehene Nervensystem vor. (Figur 4 zeigt einen Querschnitt durch den Schlund von Spatang. purpur. *Nqu* die durchquerten Nervenbündel.)

Das Wassergefäßsystem und die Blutlakunen.

Bei den Holothurien, Asteriden und den regulären Seeigeln war es selbstverständlich, daß das Wassergefäßsystem getrennt

---

1) Hamann, Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Echiniden, Nr. 8, in: Sitzungsberichte der medicin.-naturw. Gesellsch. zu Jena. Jahrgang 1886, Heft 2.

vom Blutlakunensystem besprochen wurde, da beide miteinander in keinerlei Kommunikation standen, jedes vielmehr für sich geschlossen war. Bei den irregulären Formen ist dies anders; beide Systeme sind miteinander in enger Verbindung, und es ist nur bis zu einem gewissen Grade möglich, sie getrennt zu besprechen. Somit ist die Vermutung, welche unter anderen auch GEGENBAUR[1]) aussprach, daß zwischen den Blutlakunen und den Kanälen des Wassergefäßsystems ein Zusammenhang bestände, nur für die irregulären Seeigel, die Spatangiden, zur Gewißheit geworden.

Diese Thatsache zuerst sicher gestellt zu haben, ist das Verdienst des französischen Forschers KOEHLER[2]). Der Fortschritt, der durch seine Arbeit in dieser Hinsicht geworden ist, ist ein großer und bedeutender, wenn man die Arbeiten seiner Vorgänger in Betracht zieht, nämlich die von TEUSCHER[3]) und HOFFMANN[4]). Wohl hat der letztere auch eine Verbindung der beiden Hohlraumsysteme beschrieben, welche aber nichts zu thun hat mit der auch von mir zu bestätigenden wahren Verschmelzung derselben.

Daß die Angaben HOFFMANN's nicht immer ganz verständlich und seine Abbildungen nicht immer in Übereinstimmung stehen mit der Darstellung, hat KOEHLER bereits hervorgehoben. — Derselbe Forscher hat auch die Ansichten und Resultate von TEUSCHER und HOFFMANN ausführlich zusammengestellt, und bin ich nicht der Meinung, daß jeder folgende Beobachter von neuem die Angaben seiner Vorgänger wieder zusammenzustellen hat, wie das jetzt so oft geschieht. Deshalb werde ich nur da, wo es mir unumgänglich notwendig erscheint, die Angaben der früheren Forscher heranziehen und nur ausführlicher die Resultate KOEHLER's, der sich zuletzt mit der Anatomie dieser Gefäßsysteme beschäftigt hat, besprechen.

---

1) GEGENBAUR, Grundriß der vergleichenden Anatomie, 2te Auflage, 1878. p. 231.

2) KOEHLER, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence etc.

3) TEUSCHER, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen, in: Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. 10, 1876.

4) HOFFMANN, Beiträge zur Anatomie der Echinen und Spatangen, in: Niederl. Archiv für Zoologie, Band 1, 1871.

Zunächst beschränkte ich mich auf Spatangus purpureus. Es schien mir jedoch wünschenswert, das Verhalten beider Organsysteme auch an anderen Arten nachzuprüfen, und so verwendete ich hierzu noch Bryssus unicolor und Echinocardium mediterraneum, sämtlich in ausgezeichnet gut konservierten Exemplaren.

Der orale Wassergefäſsring (Ringkanal) und der orale Blutlakunenring, sowie die von beiden abgehenden Kanäle (Darmlakunen und Darmwassergefäſs).

Teuscher[1]) beschreibt zuerst verständlich einen Wassergefäßring und Blutlakunenring von pentagonaler Form, während Hoffmann[2]) nur den ersteren erwähnt hat, den Blutlakunenring übersehen hat, wie auch seine Abbildungen das lehren. Ebenso läßt er nur den „Steinkanal" rechts neben dem Schlund herablaufen, ohne die denselben begleitende Blutlakune erkannt zu haben. Bei Koehler[3]) finden wir eine exakte, durch gute Figuren unterstützte Darstellung.

Ich schildere die Verhältnisse genauer, wie ich sie an Querschnitten erkannte, unter Zugrundelegung der Figuren 2 und 3 auf Tafel XVII, indem ich die bei Koehler nicht auf Querschnitten dargestellten Befunde ergänzend und berichtigend schildere.

Fig. 2 zeigt die Oberlippe *OL* und die Unterlippe *UL* eines Spat. purp. bei Oberflächenansicht. Unter der Unterlippe, von ihr verdeckt, liegt die schlitzförmige Mundöffnung. Betrachtet man nun die beiden Lippen von unten und innen, das heißt, nachdem man einen Spatangus geöffnet hat, so zeigt sich das in Fig. 1 dargestellte Verhalten: die Oberlippe von der Unterseite gesehen und der Anfangsteil des Darmes. Die Unterlippe ist in ihrem Umriß punktiert angegeben. Um die Oberlippe herum, die aus meist fünfseitigen Kalkplättchen besteht, verläuft der ungleichschenklige pentagonale Nervenring, im Blutlakunenring eingeschlossen, und der Wassergefäßring. Der erstere wie der letztere erscheinen als mäßig dicke Stränge, und habe ich verzichtet, bunte Farben anzuwenden, da man dies auf Injektionen deuten könnte, die schlechterdings bei den Spatangen wie allen Echinodermen zu verwerfen sind, und weil die Figur nicht mehr, als

1) A. o. O.
2) A. o. O.
3) A. o. O.

ohne Vergrößerung anzuwenden möglich ist, erkennen lassen sollte. Erst Querschnitte geben über die Lagerung der Organe Aufschluß. Ich legte rechtwinklig zur Unterlippe senkrechte Schnitte in der Richtung *a-b* in Fig. 2.

Fig. 3 zeigt einen solchen durch beide Lippen, sowie den Mund- und den Anfangsteil des Darmes geführten Schnitt. Zwischen der höher gelegenen Unterlippe und der tieferen Oberlippe liegt die schlitzförmige Mundöffnung. Auf der Unterseite der Unterlippe liegt ein großer Hohlraum, welcher den quer durchschnittenen Blutlakunenring *BLR* vorstellt. In demselben durch Bänder aufgehangen, lagert der ebenfalls quer durchschnittene Nervenring oder Gehirnring, und nach außen vom Lakunenring der durchquerte Wassergefäßring, der nach außen hervorhängt. Auf der Oberlippe, also rechts vom Schlund, gestalten sich die Verhältnisse etwas anders, wie dies Teuscher schon auf seiner Abbildung wiedergegeben hat. Auf der Oberlippe findet man den Blutlakunenring zu einem Sinus erweitert, welcher die ganze Fläche der Oberlippe einnimmt, wie Fig. 3, Taf. XVII zeigt; denn hier ist die Oberlippe in ihrer ganzen Ausdehnung durchschnitten, Der Nervenring liegt am Ende dieses Sinus, der ein Hohlraum in der Bindesubstanz ist, wie seine nähere Untersuchung erkennen läßt. Wollte man nur den den Nervenring umgebenden Teil dieses Sinus als Blutlakunenring gelten lassen, so wäre dies eine gezwungene Deutung, da eine Trennung beider faktisch nicht besteht. Der quer durchschnittene Wassergefäßring liegt auf der Oberlippe etwas nach innen vom Nervenring.

Von diesem ringförmigen Schizocölraum (als solcher charakterisiert er sich durch das Fehlen eines Epithels), der mit Recht als Blutlakunenring bezeichnet wird, gehen zwei Lakunen ab, welche am Schlund verlaufen und mit diesem durch ein Mesenterium verbunden sind. Das zeigt Fig. 1, Taf. XVII von Spat. purp.; ebensogut eignet sich Bryssus unicolor hierzu, um schon mit bloßem Auge oder schwacher Lupenvergrößerung diese Thatsache zu erkennen. Bei dieser Art steigt rechts neben dem Schlund ein mehrfach gewundener Schlauch herab und neben diesem ein dünnes Gefäß. Ersterer ist, wie Schnittpräparate lehren, eine Blutlakune (dorsale), letzteres ein Wassergefäß, welches von denselben abgeplatteten Zellen ausgekleidet wird wie der Wassergefäßring. Außerdem zieht eine zweite Blutlakune, die ventrale, von mäßigerer Ausdehnung an der linken Seite des Schlundes herab. (*BL* und *BL'* in Fig. 1, Taf. XVII).

Wenn nun HOFFMANN schlechtweg nur einen Steinkanal aus seinem Wassergefäßring austreten läßt, so ist das unrichtig. Aber auch mit KOEHLER's Verfahren kann ich mich nicht befreunden, welcher beide Gefäße, Blutlakune und Wassergefäß zusammen, als Steinkanal bezeichnet. Unter Steinkanal bezeichnet man ein ganz bestimmtes Organ, und kann dieser Begriff nicht beliebig auf andere Gebilde übertragen werden, wenn diese zufällig an seiner Stelle liegen, oder aber einen vollkommen anderen Bau und jedenfalls auch andere Funktion haben. KOEHLER[1]) spricht hier „von den beiden Kanälen, welche den Steinkanal bilden", indem er in der Bezeichnung den älteren Forschern folgt. Bei den Spatangen ist nun aber der Steinkanal nur noch auf eine kurze Strecke in seinem Bau, d. h. mit seinem charakteristischen Epithel ausgekleidet, erhalten, und zwar von seinem Ursprung, der Madreporenplatte, an bis zur Drüse, hier verliert er seinen für alle Echinodermen typischen Bau und öffnet sich, oder wenn man will, löst sich in ein Geflecht von Kanälen auf.

Der Verlauf des aus dem Ringkanal entspringenden Wassergefässes und der dasselbe begleitenden dorsalen Blutlakune (Spatang. purpur.).

Um zu einem richtigen Verständnis dieses Gefäßgeflechtes zu kommen, ist es am vorteilhaftesten, das Wassergefäß, welches vom Wassergefäß-Ringkanal entspringt und zunächst am Schlund durch ein Mesenterium mit ihm verbunden verläuft, in seiner Länge bis zur Drüse zu verfolgen. In gleicher Weise gilt dies für die Blutlakune, die dasselbe begleitet. (Fig. 9, Taf. XVII *BL.*)

Nach KOEHLER tritt eine kurze Strecke, nachdem beide Gefäße (die er Steinkanal nennt) nebeneinander verlaufen sind, eine Verschmelzung derselben ein. Und während in seinen Figuren ein roter (dorsale Blutlakune) und blauer Kanal (Wassergefäß) am Anfangsteil des Schlundes zu sehen ist, verschwindet jetzt der rote und bis zur Drüse ist nur noch der blaue zu sehen. (Taf. VI, Fig. 1, 2 und 3).

---

1) KOEHLER, a. o. O. siehe Fig. 4 und 5 auf seiner Tafel 1 und die Erklärung zu derselben.

Die folgende Darstellung basiert auf Querschnittserien durch drei Spatangen, zwei Bryssus unicolor und zwei Echinocardium mediterraneum. Ich habe beide Kanäle in ihrem ganzen Verlauf, also eine Strecke von etwa 10 cm, geschnitten und glaube, da die Resultate bei den drei Arten die gleichen sind, daß die folgenden auf ungemein mühsames und langweiliges Schneiden von Serien basierten Angaben Anspruch auf Richtigkeit machen dürfen.

Bei Lupenbetrachtung der beiden Kanäle gelang es mir bei den letztgenannten Arten immer nur eine Strecke lang beide zu verfolgen, dann schien eine Verschmelzung beider eingetreten zu sein.

Im Januar dieses Jahres erhielt ich nochmals neues Material von Spatang. purpureus zur Kontrolle und an zwei dieser Tiere konnte ich beide Kanäle bis zur Drüse verfolgen. Est ist also die Verschmelzung beider Kanäle nicht in der Weise zu verstehen, daß der eine in dem anderen aufginge.

Bei der Betrachtung mit der Lupe zeigt sich ein heller weißlicher Kanal (Blutlakune) und nach außen von diesem ein dunklerer Strang; Pigmentanhäufungen in demselben machen ihn leicht hervortreten. Was aber bei dieser oberflächlichen Betrachtung als ein Gefäß (Wassergefäß) erscheint, das ist nur am Schlund ein einlumiger Kanal, welcher später einem Gefäßgeflecht Platz macht, dessen Hohlräume mit Pigmentzellen und anderen Zellen angefüllt sind.

Mit dieser Beobachtung stehen alle Schnittserien im Einklang. Es gelingt ebenfalls leicht, die anfangs einlumige Blutlakune von der Ringlakune bis zur Drüse zu verfolgen. Dennoch findet ein Austausch der Flüssigkeiten in dem Wassergefäß und der Blutlakune statt, indem die Hohlräume miteinander kommunizieren, wie eine genaue Schilderung für Spatangus purpureus zeigen wird.

Querschnitte durch Wassergefäß und Blutlakune (wenige Centimeter unterhalb des Schlundes) zeigen, daß jedes der Gefäße nur ein Lumen besitzt (Fig. 9, Taf. XVII).

Eine Strecke weiter, noch am Schlunde gelegen, treten auf dem Querschnitt neue Hohlräume auf, welche mit denselben Zellen, wie sie in dem bisher einlumigen Wassergefäß sich fanden, angefüllt sind. Fig 8 zeigt einen solchen Querschnitt. Diese beiden mit K^1 und K bezeichneten Kanäle verschmelzen miteinander und bilden dann ein zweites großlumiges Gefäß, aber nur wenige Millimeter lang. Dann löst sich das Gefäß in eine Menge einzelner

Kanälchen auf, welche wieder miteinander kommunizieren können und mit dem als Blutlakune bezeichneten Gefäß *BL* in Verbindung treten, so daß eine Vermischung beider Flüssigkeiten stattfindet. Dabei verlaufen in der bindegewebigen Wand kleine, oft prall mit Zellklumpen, Pigmentkörnern angefüllte Kanälchen, welche bald miteinander zu größeren Hohlräumen verschmelzen, und mit den übrigen bald sich vereinigen, bald getrennt verlaufen.

Trotzdem nun eine Mischung der Flüssigkeiten in den anfangs getrennten Kanälen stattfindet, bleibt doch die einlumige Blutlakune trotz ihrer Verzweigungen selbst auch weiter kenntlich, und das ist das Merkwürdigste bei dieser Verschmelzung. Von einer Blutflüssigkeit im Gegensatz zu der im Wassergefäßsystem cirkulierenden Flüssigkeit kann jetzt aber nicht mehr die Rede sein, da ja alle Gefäße miteinander in Verbindung stehen. Immerhin wird in den Darmlakunen die Blutflüssigkeit noch am ungemischtesten vorhanden sein, und in der That zeigt sie hier auch fast dasselbe Verhalten wie in den gleichen Lakunen bei den regulären Echiniden.

Fassen wir das Resultat zusammen, so haben wir bei Spatang. purp. an derjenigen Stelle, wo bei den Echiniden der einlumige Steinkanal verläuft, ein Gefäßgeflecht vor uns, welches hervorgegangen ist aus einer Blutlakune (vom Blutlakunenring entspringend, Fig. 1, Taf. XVII) und einem Wassergefäß (vom Wassergefäßring entspringend, *WG* in Fig. 1). Das Wassergefäß löst sich zunächst in ein Geflecht von Kanälen auf, welche mit der Blutlakune kommunizieren, diese selbst ist bis zur Drüse zu verfolgen. Im weiteren Verlaufe ist es aber nicht immer möglich, anzugeben, welchem System die neu auftretenden Kanäle zugehören, welche das Gefäßgeflecht bilden, da dieselben von gleichem Durchmesser sein können wie die Blutlakune.

Das Gefäßgeflecht tritt weiter an das drüsige Organ, indem es sich zunächst an einer Seite desselben anlegt und ausbreitet. Fig. 7 auf Taf. XVII stellt einen Querschnitt durch den Anfangsteil der Drüse dar. Mit *GG* ist das Gefäßgeflecht bezeichnet. Dieses umspinnt die Drüse teilweise, wie sich auf Schnitten, welche mehr durch die Mitte derselben gelegt sind, erkennen läßt.

Der feinere Bau des dorsalen Gefäßgeflechtes.

Bevor ich zur Schilderung des feineren Baues des drüsigen Organes übergehe, will ich hier eine kurze Darstellung des feineren Baues der Blutlakunen und des Wassergefäßes geben.

Die Blutlakunen des Darmtractus, als auch der orale wie aborale Blutlakunenring sind Hohlräume und Sinusbildungen in der Bindesubstanz und ohne jede Endothelauskleidung. Nur hier und da könnte man im Blutlakunenring Zellen, die vollkommen abgeplattet die innere Wandung streckenweise besetzen, als zu einem Endothel gehörig betrachten. In den Darmlakunen findet sich eine geronnene, mit Karmin rosa gefärbte Flüssigkeit, in welcher helle, glasige Zellen mit kugeligem Kern auftreten. Die Darmlakune, welche vom oralen Lakunenring abgeht und neben dem Wassergefäß verläuft, ist mit dem Darm durch ein dünnes Mesenterium verbunden (vergl. Fig. 9, Taf. XVII). Dieses besitzt eine ausgezeichnete Längsmuskulatur, welche besonders da sehr verdickt ist, wo dasselbe mit dem letzteren zusammenhängt. Die die Darmwand überziehende Epithelschicht, sowie die Bindesubstanzschicht setzen sich fort in die gleichen Schichten des Mesenterium (Fig. 9, Taf. XVII). Das vom oralen Wassergefäßring abgehende Wassergefäß, welches nach außen von der Darmlakune liegt, ist von einem aus abgeplatteten Zellen gebildeten Epithel ausgekleidet, welches eine direkte Fortsetzung des Innenepithels im Wassergefäßring ist. Diese Zellen tragen Geißeln. Von diesen Zellen tritt auf Querschnitten nur der ovale Zellkern hervor, welcher in das Lumen des Kanals hineinragt, während der plattenförmige Zellleib nicht hervortritt. Im Wassergefäß wie in diesem von ihm sich abzweigenden Gefäße sind große Massen von Pigment, zu Klumpen geballt, angehäuft, untermischt mit Wanderzellen oder Resten derselben. Besonders gilt dies für Spat. purp., weniger für Bryssus unicolor. Die Wandung des Gefäßes besteht aus Bindesubstanz, deren Fasern nach allen Richtungen sich durchkreuzen. Nach außen wird die Wandung von dem flimmernden Enterocölepithel überkleidet.

Sobald nun diese beiden Gefäße übergehen in ein Geflecht, so kann man in den meisten dieser bald großen, bald kleinen Kanäle eine Epithelauskleidung nachweisen. Der Durchmesser derselben ist äußerst wechselnd. Die Blutlakune mißt im Durchm. 0,65 mm, das Wassergefäß in seinem Anfangsteil 0,3—0,4 mm.

während der Durchmesser der übrigen Kanäle zwischen 0,065 und 0,039 wechseln kann. Dabei sind die kleineren meist vollgepfropft mit Zellenklumpen. Die Zellen selbst sind erfüllt von Pigmentkörnern in verschiedensten Größen. Sobald mehr und mehr Kanäle nebeneinander auftreten, wird die Wandung zwischen den einzelnen immer dünner und so verschmelzen sie leicht miteinander.

Der Bau der Drüse und der Verlauf des Gefäfsgeflechtes an derselben.

Die Drüse (Herz der Autoren) liegt am Ende des Darmdivertikels und ist mit diesem durch ein dünnes Mesenterium verbunden. Dieses heftet sich an der Schalenwand an und besorgt bis zum pentagonalen Sinus die Aufhängung und Befestigung der Drüse. Das Gefäßgeflecht verläßt den Ösophagus da, wo derselbe seine Biegung macht und in den Dünndarm übergeht, und verläuft parallel der unteren Darmwindung auf dem zwischen dieser und der oberen Windung ausgespannten Mesenterium, um dann am Divertikel entlang zu ziehen. Die Gestalt der Drüse ist bei Spatangus purpureus mehr oder weniger eiförmig und verjüngt sich nach beiden Enden zu. Am der Madreporenplatte zugekehrten Ende biegt sich ihr dünnes Ende um, um bis zu letzterer zu ziehen. Mit diesem Endabschnitt stehen der anale Blutlakunenring in Verbindung, sowie die zu den Geschlechtsorganen sich abzweigenden Blutlakunen, wie ich sie noch zu zeigen haben werde.

Das Gefäßgeflecht setzt sich an die der Leibeshöhle zugekehrte Fläche an die Drüse an und läßt sich in ganzer Ausdehnung derselben verfolgen.

Die Hauptmasse der Drüse besteht aus Bindesubstanz. Nur wenige und feine Fasern sind in der Grundsubstanz zerstreut. Die Zellen sind meist spindelig ausgewachsen, ihre Fortsätze sehr fein. Weiter trifft man auf Kerne, die mit den Zellen untermischt vorkommen. Äußerlich wird die Drüse überkleidet von dem Leibeshöhlenepithel, wie es alle im Enterocöl liegenden Organe überzieht. Unzählige Kanäle durchziehen dieses Organ meist in der Richtung der Längsaxe desselben. Die im Centrum gelegenen Kanäle verschmelzen miteinander, und so kommt es zu unregelmäßigen, centralen Hohlräumen (vergl. Fig. 6, Taf. XVII). Diese stehen durch quere Kanäle in Kommunikation mit den peripheren

Kanälen und mit den Kanälen des der einen Seite der Drüse anliegenden Gefäßgeflechtes, so daß also die Flüssigkeit und die Zellen, welche die Hohlräume des letzteren erfüllen, offenen Zugang zu den die Drüse durchziehenden Kanälen haben. Läßt sich nun in fast sämtlichen Höhlungen des Gefäßgeflechtes ein Epithel nachweisen, so gilt dies ganz besonders für die Kanäle und Hohlräume in der Drüse. Selbst in den kleinsten Hohlräumen gelingt es, eine epitheliale Auskleidung aufzufinden. In diesen, ungefähr 0,03 mm im Durchm. großen Räumen trifft man gelbes Pigment (Spat. purpur.), das durch Alkohol schwer extrahierbar ist und daher auf Schnitten noch sehr gut erhalten ist. Viele dieser kleinen Kanälchen sind voll gestopft von diesem in Gestalt unregelmäßiger Körnchen vorhandenen Pigment. Außer diesen Körnchen kommen kugelige, gelbe Konkrementkörper vor, die ungefähr 0,008 mm im Durchm. betragen. Neben diesen gelben Pigmenten sind es Zellen, die mit schwärzlich-violetten Körnchen erfüllt sind und 0,01 mm groß sind. Solche mit kugeligen Körnchen angefüllte Zellen lagern entweder in den Kanälen oder aber in der Bindesubstanz. Daß es sich hier um Zellen handelt, ist nicht immer nachzuweisen. Auch dieses schwärzliche Pigment erhält sich in Alkohol gut und ist auf allen Schnittpräparaten zu erkennen. Dieselben Pigmentzellen trifft man im Gefäßgeflecht an, von welchem aus sie erst in die Hohlräume der Drüse zu gelangen scheinen.

Seinen größten Durchmesser erreicht das Gefäßgeflecht in der Mitte der Drüse; nach deren Ende zu (der Madreporenplatte zugewendet) verjüngt es sich, und hier tritt der Steinkanal in dasselbe ein. Dieser kommt von der Madreporenplatte her und legt sich an die Drüse an. Fig. 6, Taf. XVII zeigt seine Mündung in das Gefäßgeflecht. Der Steinkanal hat bis zu diesem seinem Ende den Charakter beibehalten, welchen er bei allen übrigen Echinodermen besitzt (besonders Holothurien, Asteriden und regulären Echiniden). Er ist sofort durch das eigentümliche, lange Cilien tragende Epithel erkennbar.

Das drüsige Organ verjüngt sich mehr und mehr, um endlich mit seinem dünnen Ende rechtwinklig umzubiegen und bis zur Madreporenplatte zu verlaufen. Dieser Endabschnitt der Drüse liegt bei dieser Art in einem Hohlraum, einem Schizocölraum, welcher sich bis in die Madreporenplatte verfolgen läßt. Fig. 4, Taf. XVII giebt einen Querschnitt durch diesen Endabschnitt der Drüse wieder, mit *Sch* ist der Sinus, in welchem sie liegt, mit

St-K der Steinkanal bezeichnet, welcher ihn in ganzer Länge begleitet. Dieser Endabschnitt der Drüse wiederholt den Bau des übrigen Teiles. Nur sind die dasselbe durchziehenden Kanäle mehr im Centrum angeordnet. Die gleichen violetten Pigmentzellen, die gelben, kugeligen Konkremente, welche öfters in kleinere Körner zerfallen sind, treten auch in diesem Teile auf. Da, wo dieser Drüsenabschnitt an die Madreporenplatte zu liegen kommt und in das dem schlauchförmigen Kanal der Asteriden homologe Gebilde eintritt, mündet der anale Blutlakunenring in denselben ein. Der Sinus, in welchen bei Spat. purp. der Endabschnitt eingeschlossen liegt, findet sich bei keiner der übrigen Formen wieder vor (er fehlt Bryssus und Echinocardium).

Bevor ich nun den Bau weiter schildere, schicke ich die Beschreibung der Madreporenplatte, des Steinkanales, sowie des analen Blutlakunenringes voraus.

Die Madreporenplatte, der Steinkanal und der pentagonale Schizocölsinus am Scheitelpol.

Bei den regulären Seeigeln liegen die Genitalplatten mit der Madreporenplatte im Umkreis des Afterfeldes. Bei den irregulären Formen ist nun bekanntlich der After aus dem Scheitel herausgerückt, und so erklärt sich die eigentümliche Ansicht, welche die Scheitelplatten, von innen betrachtet, gewähren, auf folgende Weise. Ich habe oben nachgewiesen, daß bei den Regulären rings um das Afterfeld ein ringförmiger Sinus sich findet, welcher in seiner Wandung Blutlakunen birgt. Diesen Sinus durchsetzte der Steinkanal vor seiner Mündung in die Madreporenplatte. Bei den Spatangiden hat sich dieser dort ringförmige Sinus über den ganzen Scheitel ausgedehnt und bildet so eine pentagonale Haube. Durch Vergleichung der Abbildungen Fig. 4 auf Taf. VI und Fig. 3 auf Taf. XVIII läßt sich leicht dieses Verhalten erkennen. In der letzten Figur sind die Ausführgänge der Geschlechtsorgane mit G^1, G^2, G^3 und G^4 bezeichnet. Die Öffnungen der Ausführgänge in den vier Genitalplatten sind da in der Figur zu suchen, wo die Wand des Ausführganges mit der Wandung des pentagonen Sinus verschmilzt.

Der Steinkanal *St.-K.*, begleitet von dem Endteil der Drüse, tritt in diesen Schizocölsinus ein, um noch ein Stück parallel zu den Scheitelplatten zu verlaufen und sich dann rechtwinklig

umzubiegen und senkrecht zur Madreporenplatte in diese einzutreten.

Diese etwas komplizierten Verhältnisse sind besser und voll zu verstehen, wenn wir Vertikalschnitte durch die Scheitelgegend mit zur Betrachtung heranziehen.

Figur 7 auf Tafel XVIII giebt einen Vertikalschnitt wieder, welcher durch die Madreporenplatte *Madrep. Pl.*, den Steinkanal, den Ausführgang eines Geschlechtsorganes (Hodens) und die Geschlechtspapille gelegt ist und zugleich die Wandung des pentagonalen Schizocölsinus *S* quer durchschnitten hat. In derselben sehen wir eine dunkel gefärbte Substanz, die geronnene Blutflüssigkeit. Aus dieser Figur geht der Zusammenhang mit der Wandung des Spermaduktes genau hervor, sowie daß andererseits die Wandung dieses pentagonalen Hohlraumes mit der Körperwand, also mit dem Scheitel, in Zusammenhang steht.

Die Madreporenplatte, etwa 1,5 mm im Durchmesser (ausgew. Echinocard. mediterr.), wird vom Körperepithel überzogen, welches sehr verdickt erscheint und reich an epithelial gelagerten Nervenzügen *nf* ist. Die Zellen sind zumeist Stützzellen, deren basale Fortsätze die Nervenfasermasse senkrecht durchsetzen.

Eine Reihe von Poren, welche 0,05 mm groß sind, durchsetzen das Epithel und führen in die zunächst senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Porenkanälchen (Fig. 7, Taf. XVIII Madreporenplatte von Echinocardium mediterraneum). Diese Porenkanälchen verlaufen nur eine geringe Strecke lang annähernd senkrecht, dann konvergieren sie teilweise und verschmelzen miteinander. Andere Kanälchen verzweigen sich baumförmig, ihre Aste treten mit benachbarten in Verbindung, und so erscheint die ebenso tiefe, wie breite Madreporenplatte von ohne alle Regel verlaufenden Kanälen durchzogen, welche untereinander in Verbindung stehen und in einen unregelmäßig geformten Hohlraum, den Anfangsteil des Steinkanals, münden. Dieser besitzt nicht ein schlauchförmiges, glattes Lumen, sondern dasselbe hat durch zackenartige Hervorragungen eine unregelmäßige, mäandrische Form erhalten (vergl. Fig. 8 auf Taf. XVIII). Es stehen, und das ist besonders zu betonen, sämtliche Kanäle der Madreporenplatte in Zusammenhang mit dem Steinkanal. Es mündet keiner derselben in einen anderen Hohlraum. Somit ist auch hier der Befund

derselbe, wie er bei Asteriden von LUDWIG[1]) sichergestellt worden ist.

Die Zahl der Porenkanälchen ist eine sehr verschiedene und richtet sich nach dem Alter des Tieres. Je jünger dasselbe, desto weniger Porenkanäle durchsetzen die Platte.

Das Epithel, welches die Porenkanälchen auskleidet, ist ein Wimperepithel von 0,006 mm Höhe; die Zellen besitzen kugelige Kerne. Es beginnt dasselbe scharf abgesetzt gegen die hohe Epidermis mit ihren Nervenzügen, um im Steinkanal einem 0,01 mm hohen Wimperepithel Platz zu machen, welches in seinem ganzen Verlauf vorherrscht. Ein Cuticularsaum wird auch hier durch die meist allein noch vorhandenen Fußstücke der Wimperzellen vorgetäuscht. (Dies gilt für die Schnittpräparate.)

Der Steinkanal tritt nun in der schon beschriebenen Gestalt mit dem gefalteten und zottenartigen Lumen aus der Madreporenplatte heraus und gelangt so in den großen Sinus. Sobald er in diesen eintritt, macht er eine rechtwinkelige Biegung und verläuft zunächst parallel zur dorsalen Oberfläche, indem er noch in dem pentagonalen Schizocölsinus verläuft, um dann an der Grenze desselben aus diesem auszutreten (vergl. Fig. 8, Taf. XVIII).

Untersucht ist bisher die Madreporenplatte der Spatangiden noch von keinem Forscher, so daß eine ausführliche Schilderung somit gerechtfertigt erscheint. Der Schizocölsinus bedarf noch einiger Bemerkungen. In Figur 7, Tafel XVIII, welche einen Vertikalschnitt wiedergiebt, ist die Wandung desselben quer durchschnitten. Sie wird nach außen vom Leibeshöhlenepithel überzogen, während die Hauptmasse, welche sie zusammensetzt, aus Bindegewebe besteht. In zahllosen Lücken und Hohlräumen desselben läuft die Blutflüssigkeit. Bei den regulären Formen war der Sinus ringförmig, und die in seiner Wandung sich findenden Blutlakunen beschrieb ich als analen Blutlakunenring. Bei den Spatangiden hingegen ist der After aus dem Scheitel gerückt und der Sinus durch Verwachsung zu einem großen, pentagonalen Hohlraum geworden, es kann somit von einem analen Lakunenring nicht mehr die Rede sein, da die Lakunen in der ganzen Wandung des pentagonalen Hohlraumes verbreitet sind. Da, wo die Ausführgänge der Geschlechtsorgane in den Sinus eintreten, geht die Wandung desselben, das heißt, sein

1) LUDWIG, Morpholog. Studien an Echinodermen, 1. Band, Beitr. z. Anat. d. Asteriden.

Epithel und die Bindesubstanzschicht, in die gleichen Schichten des Ausführganges über, und die Blutflüssigkeit, welche als geronnene, mit Karmin rosa gefärbte Masse auftritt, tritt in die Wandung des letzteren ein, um ebenfalls in Lücken und Hohlräumen zu verlaufen, welche eines Endothels entbehren (vergl. Fig. 7, Taf. XVIII, Ausführgang des Hodens). Diese Blutlakunen in der Wandung des Sinus stehen in Kommunikation mit der Drüse, das heißt, mit dem Endteil derselben, welcher in der Madreporenplatte liegt. Bereits oben habe ich die Thatsache festgestellt, daß der Steinkanal begleitet wird von einem Teil der ungemein verschmächtigten Drüse. Es hat derselbe bis zum Schizocölsinus denselben Bau wie jene. An derjenigen Stelle aber, wo Steinkanal und Endteil der Drüse die Wandung des Sinus durchbricht, geht die Flüssigkeit der Lakunen über in die Hohlräume dieses Organes. Figur 8, Tafel XVIII zeigt einen Vertikalschnitt, der diese Verhältnisse wiedergiebt. Mit *R* ist der Endteil der Drüse bezeichnet. Der direkte Zusammenhang mit den Blutlakunen ist zu ersehen. Innerhalb der Madreporenplatte liegt der Endteil in einem Hohlraum, der von abgeplatteten Zellen ausgekleidet wird und als ein Schizocölraum anzusehen ist. Nachdem der Steinkanal mit dem Drüsenende aus dem pentagonalen Schizocölsinus ausgetreten ist, tritt bei Spat. purp. das letztere nicht in die Leibeshöhle ein, sondern wird von einem auf dem Querschnitt sichelförmigen Band umgeben. Auf diese Weise kommt derselbe in einen Hohlraum, einen Kanal, zu liegen, den ich nicht anstehe für ein Homologon des schlauchförmigen Kanales der Asteriden anzusehen (vergl. Fig. 4, Taf. XVII). Es reicht dieser Kanal aber nur bis an die Stelle, wo die Drüse ihren größten Umfang besitzt, hier endet er blind, enger und enger werdend.

Nebenbei erwähnen will ich noch, daß die Wandung dieses schlauchförmigen Kanales im Anfangsteil, also da, wo sie in den Sinus übergeht, ungemein verdickt ist, und daß hier ein von Hohlräumen durchzogenes Organ liegt, welches mit dem Endteil der Drüse anfänglich zusammenhängt und wahrscheinlich den in die Leibeshöhle gelagerten Teil derselben vorstellt, wie das in gleicher Weise bei den Asteriden der Fall ist.

Der Steinkanal besitzt kurz nach seinem Austritt aus dem Sinus ein glattes Lumen von ovalem Querschnitt. Die Bindesubstanzschicht seiner Wandung ist stark verkalkt. Vor seiner Mündung in das dem drüsigen Organ angelagerte

Gefäßgeflecht (vergl. oben) verliert sich diese Verkalkung vollständig.

Der Bau der Drüse von Bryssus unicolor.

Bei Bryssus unicolor lassen sich am Anfangsteil des Schlundes zwei nebeneinander verlaufende Gefäße verfolgen, von denen das eine ohne Epithelbelag in seinem Lumen ist, während das andere, welches vom Wassergefäßring abgeht, mit den gleichen Zellen versehen ist wie dieser. Eine Strecke lang laufen diese beiden, mit dem Schlunde durch ein Mesenterium verbundenen Gefäße nebeneinander ohne jede Kommunikation. Etwa an derjenigen Stelle, wo der Schlund umbiegt, sehen wir das Wassergefäß, bisher einlumig, sich in eine Menge von bald kleineren, bald größeren Gefäßen auflösen. Diese Gefäße können um die Blutlakune cirkulär angeordnet sein. Jetzt treten aber neue Hohlräume und Lakunen auf von gleicher Größe, wie die Blutlakune, und mit dieser zusammenhängend, so daß es nicht mehr möglich ist, zu sagen, ob ein Gefäß dem Blut- oder Wassergefäßsystem angehöre, zumal geronnene Blutflüssigkeit in verschiedenen Gefäßen mit Pigmentzellen und Pigmentkörnern zusammenliegt. Dieses Gefäßgeflecht, aus größeren Gefäßen und kleineren, mehr peripher gelagerten zusammengesetzt, welche alle untereinander in Verbindung stehen, bald verschmelzen, bald sich wieder in kleinere auflösen, tritt an die Drüse heran, welche eine ovoide Gestalt besitzt, und heftet sich an einer Seite derselben an. Diese selbst beginnt mit einem blind endenden Hohlraum, welcher im Centrum gelagert ist und sie bis zur Spitze durchzieht, bald ein weites, bald engeres Lumen besitzt oder in mehrere zerfällt. Um diesen centralen Hohlraum gruppieren sich, in der bindegewebigen Wandung liegend, meist der Länge nach verlaufende Kanälchen, welche miteinander wie mit dem Centralraum in Verbindung stehen. Schwarze Pigmenthaufen erfüllen die peripheren Kanäle, oder aber sie sind in der Bindesubstanz abgelagert. Der centrale Hohlraum, sowie die von ihm abgehenden Seitengefäße sind mit einem aus annähernd kubischen Zellen bestehenden Epithel ausgekleidet.

Bis beinahe zum Ende der Drüse läßt sich das Gefäßgeflecht verfolgen, *GG* in Figur 9 auf Tafel XVIII. Hier tritt der von der Madreporenplatte kommende Steinkanal in dasselbe ein. Derselbe besitzt einen Durchmesser von 0,10 mm, während der Breitendurchmesser der Drüse selbst an dieser Stelle

1,5 mm beträgt. Das Gefäß, in welches sich derselbe öffnet, besitzt ein fast ebenso großes Lumen, es ist ungefähr 0,8 mm weit. Der Steinkanal ist als die alleinige Fortsetzung dieses Gefäßgeflechtes anzusehen; die übrigen Gefäße treten in Verbindung mit den centralen oder den peripheren Hohlräumen der Drüse. Von dieser selbst zweigt sich ein Teil ab, um bis zur Madreporenplatte den Steinkanal zu begleiten, wie ich es bei Spatang. purp. geschildert habe.

Ganz besonders schön ist der Epithelbelag zu erkennen, welcher das Gefäßgeflecht, sobald es an der Drüse verläuft, auskleidet. Figur 10 auf Tafel XVIII giebt einen Teil der Wandung desselben wieder. Mit *L* ist ein Gefäß bezeichnet, mit *P* ein Pigmentklumpen. Das Innenepithel zeigt sich als ganz übereinstimmend gebaut mit den die Hohlräume des Wassergefäßsystems auskleidenden Zellen. Es sind mit kugeligem Kern versehene, abgeplattete Zellen. Als Inhalt der Gefäße treten dieselben Zellen auf wie in den Wassergefäßen. Meist sind sie zu großen Ballen untereinander verklebt.

Die Blutlakunen des Darmtractus.

Die Blutlakunen zeigen denselben Bau wie die der regulären Echiniden. Es sind ebenfalls wandungslose Lücken und Spalträume in der Bindesubstanzschicht der Darmwandung. Den Verlauf derselben hat vor allem Koehler[1]) von neuem geschildert und hervorgehoben, daß die Anzahl, wie die Lagerung der Lakunen bei den verschiedenen Gattungen und Arten eine sehr verschiedene sein kann.

Allen Spatangiden kommt ein um den Mund gelegener Blutlakunenring zu. Von diesem Blutlakunenring gehen fünf Ambulacralblutlakunen ab, in denen die fünf Ambulacralnervenstämme lagern, und weiter eine ventrale und eine dorsale Blutlakune, die zunächst am Schlund herab verlaufen. Die ventrale Lakune ist Hoffmann's sog. Verbindungskanal; die dorsale zieht neben dem Wassergefäß, ebenfalls mit dem Schlund durch ein Mesenterium verbunden, herab, und ist ihr Verlauf oben genau geschildert worden. Weiter kam hierzu der Blutlakunen-

---

1) Koehler, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence, in: Annales du musée d'hist. nat. de Marseille. Zoologie, T. 1. Mém. 3. 1883.

ring am Scheitelpol mit den zu den Geschlechtsorganen und dem Endteil der Drüse ziehenden Blutlakunen.

Der Darm wird sowohl auf seiner ventralen, wie dorsalen Seite von Blutlakunen begleitet. Da, wo der Nebendarm denselben begleitet, liegt die Blutlakune nach außen von letzterem; zwischen Dünn- und Nebendarm finden sich keine Lakunen.

Von den Darmgefäßen tritt die Blutflüssigkeit ein in Lücken und Hohlräume der Bindesubstanzschicht des Dünndarmes. Fig. 12, Taf. XVI zeigt ein Stück der Wandung vom Dünndarm aus der Gegend, in welcher derselbe vom Nebendarm begleitet wird. Die Wandung erscheint an dieser Stelle aufgetrieben durch die Menge der Blutflüssigkeit, welche der dorsalen Lakune entstammt. Diese selbst ist stets in konserviertem Zustande eine geronnene Substanz, in welcher die glashellen Blutzellen, welche einen kugeligen Kern einschließen, hervortreten. Sie messen 0,007 mm. Außer der Blutflüssigkeit tritt in den Lakunen, besonders der ventralen Lakune am Nebendarm (Bryssus unicolor), Pigment auf, welches meist in Gestalt von bräunlich-schwärzlichen Körnern angehäuft ist, und zwar teilweise in der an einer Stelle besonders verdickten Wand der Lakune.

Bevor ich dieses Kapitel schließe, möchte ich noch die geschichtliche Entwickelung kurz berühren. Bekanntlich hat HOFFMANN das von den französischen Forschern und mir als Drüse oder drüsiges Organ bezeichnete Gebilde als Wassergefäßherz beschrieben. Seine ganze Darstellung basiert nur auf Lupenbeobachtung und Injektionspräparaten, und wird es somit erklärlich, wie er zu seiner eigentümlichen mit den Thatsachen in gar keiner Beziehung stehenden Schilderung gekommen ist.

Zunächst beschreibt HOFFMANN, wie der Steinkanal (von der Madreporenplatte aus) entspringt und eine Anschwellung bildet (dies ist die Drüse), aus derselben heraustritt und nun über die „obere Fläche der großen dorsalen Mesenterialplatte nach vorn läuft, an der Stelle, wo die zweite Darmwindung in die dritte übergeht, sich umbiegt, und nun auf die untere Fläche der großen ventralen Mesenterialplatte zu liegen kommt und wieder nach hinten läuft, und an der Stelle, wo der Ösophagus in den Magen übergeht, die Mesenterialplatte verläßt, sich über den Magen biegt und links vom Ösophagus sich in den Wassergefäßring stürzt". Wären die Verhältnisse so einfach, dann freilich hätten die Nachfolger wenig zu thun gehabt. Thatsächlich aber hat HOFFMANN folgende Organe übersehen: 1. Den analen Blutlakunenring und

die Verbindung desselben mit der Drüse; 2. den oralen Blutlakunenring und die Lakune, welche aus demselben austritt und dicht neben seinem sogenannten Steinkanal verläuft; 3. mußte er die aus dem Blutlakunenring austretende zweite Lakune (die ventrale in Fig. 1, Taf. XVII mit *BL* [1] bezeichnet) als Wassergefäß (!) deuten (da er keinen Blutlakunenring kannte!) und, da diese Lakune zu den Darmlakunen zieht, als „Verbindungszweig“ zwischen Blut- und Wassergefäßsystem ansehen. So folgte ein ganzer Rattenkönig von Irrtümern aus einer flüchtigen Beobachtung!

Zur Klärung dieser Angaben hat TEUSCHER zuerst beigetragen, dessen Beobachtungen aber nur teilweise durch die Schnittmethode geprüft wurden. Er läßt den Steinkanal nur der Drüse anliegen, hat aber beobachtet, wie die der Drüse anliegende Wand stark verdünnt erscheint. Hier drang seine Injektionsflüssigkeit von der Drüse aus in den Steinkanal ein. Das ist diejenige Stelle, wo der Steinkanal sich in das ihm entgegenkommende Gefäßgeflecht ergießt, wie ich oben beschrieben habe.

Weiter hat TEUSCHER den Blutlakunenring aufgefunden und HOFFMANN's sog. „Verbindungszweig“ hat er richtig als ventrale Blutlakune erkannt, sowie er auch die Blutlakune (die dorsale) beobachtet hat, welche das vom oralen Wassergefäßring entspringende Wassergefäß (auf der Dorsalseite des Schlundes) begleitet. Dass der Steinkanal nur von der Madreporenplatte bis zur Drüse reicht und hier in ein Gefäßgeflecht mündet, ist ihm wie allen folgenden Beobachtern, auch KOEHLER, entgangen.

Unser als Drüse bezeichnetes Organ bezeichnet TEUSCHER [1]) als Herz und ist der Meinung, daß es weder eine Drüse noch ein Wassergefäßherz (HOFFMANN) sei, vielmehr ein rückgebildetes Organ, wie bei den Echiniden.

Nach KOEHLER, auf dessen Angaben ich bereits einige Male zu sprechen gekommen bin, besteht der Steinkanal am Schlund aus zwei Kanälen, diese verschmelzen miteinander, wie ich das bestätigen konnte, und ziehen zur Drüse. Daß sie als G e f ä ß - g e f l e c h t sich an diese anlegen und in dieses der Steinkanal — von der Madreporenplatte herkommend — mündet, ist KOEHLER gänzlich entgangen. Nach seiner Schilderung löst sich unser Gefäßgeflecht (sein Steinkanal) in der Drüse auf, und am Ende desselben entspringen zwei Kanäle, der eine wird als Steinkanal, der andere als canal madréporique bezeichnet. Der erstere ist nun

1) TEUSCHER, l. c. pag. 532.

thatsächlich der echte Steinkanal, der letzte aber nichts anderes als der Endteil der Drüse, welcher als solcher bekanntlich auch bei den Asteriden bis in die Madreporenplatte reicht und in welchen bei letzteren, wie bei den Echiniden und Spantagiden (vergl. das oben Gesagte) Blutlakunen münden, welche vom apikalen Blutlakunenring kommen. Nach KOEHLER[1]) soll nun der canal madréporique in der Madreporenplatte nach außen münden und das flüssige Sekret nach außen befördern, während der echte Steinkanal sich in Interstitien der Bindesubstanz auflösen soll. Nur einige wenige Vertikalschnitte durch die Madreporenplatte hätten KOEHLER von der Falschheit seiner Angaben überzeugen können. Wären die Verhältnisse thatsächlich so vorhanden, wie er sie schildert, so würden die Spatangiden ganz außerhalb der übrigen Echinodermen stehen, bei denen allen der Steinkanal einzig und allein durch die Madreporenplatte nach außen mündet, wie für die Seesterne besonders LUDWIG[2]) gezeigt hat, und ich[3]) für die Holothurien und soeben für die regulären wie irregulären Seeigel bestätigen konnte.

Kapitel 4.

Die männlichen Geschlechtspapillen.

Merkwürdigerweise haben die Untersucher der Spatangiden bisher die großen äußeren Geschlechtspapillen gänzlich übersehen.

Nach HOFFMANN's[4]) Angabe münden die Ausführgänge der Geschlechtsorgane durch fünf Öffnungen (bei Echinocard. cordat. u. anderen), die sogenannten Genitalporen. Auch dem letzten Untersucher KOEHLER sind die äußeren Organe entgangen. Dies mag darin seinen Grund haben, daß keiner dieser Forscher die dorsalen Platten in Schnittserien zerlegte, sondern daß sie es nur bei der äußeren Betrachtung bewenden ließen.

Zur Untersuchung verwendete ich nur Echinocardium mediterraneum, welches sich vorzüglich eignet, um die Madreporenplatte,

---

1) KOEHLER, a. o. O. pag. 96 u. f.
2) LUDWIG, Morpholog. Studien, Bd. 1. Die Asteriden, p. 154.
3) Heft 1 und 2 dieser Beiträge.
4) Zur Anatomie der Echinen und Spatangen, in: Niederl. Archiv für Zoologie 1871.

Steinkanal und Geschlechtsorgane in Schnittserien zu zerlegen. Die dorsalen Platten wurden in Chromsäure von 0,3% entkalkt, 12 Stunden ausgewaschen, dann in Alkohol gebracht, um nach längerem Verweilen in demselben mit Karminlösungen gefärbt zu werden.

Es erhebt sich bei den männlichen Spatangiden auf jeder der vier Genitalplatten je ein kegelförmiges Gebilde, welches eine Länge von 5 mm besitzt (in 70% Alkohol getötetes Echinocard.) und als Geschlechtspapille bezeichnet werden kann.

Fig. 7 auf Taf. XVIII zeigt den Penis der Länge nach durchschnitten. Der Ausführgang des Hodens *AG* tritt an die Körperwand heran, durchsetzt diese, um in die Papille einzutreten.

Das Innenepithel des Ausführganges besteht aus niedrigen, etwa 0,006 mm hohen Zellen. Es setzt sich fort in das ungemein hohe Wimperepithel, welches das Lumen des Penis auskleidet. Dieses Epithel besteht aus 0,03 mm hohen Cylinderzellen. Ihre feinen Wimpern, die sehr lang sind, zeigen sich teilweise noch an den Schnittpräparaten erhalten. Während nun im Ausführgang die reifen Spermatozoen das ganze Lumen erfüllen, sind sie in der Papille nur immer in kleineren Mengen vorhanden. Im Ausführgang geschieht ihre Fortbewegung durch die Kontraktion der reichlich entwickelten cirkulären Muskulatur. Diese reicht aber nur bis an diejenige Stelle, an welcher der Ausführgang in die Körperwand eintritt. Hier ist sein Ende meist etwas erweitert und hier beginnen die langen Wimperzellen, und diese sind es nun, welche den reifen Samen durch die Penisöffnung nach außen befördern. Dieser kann also nicht ruckweise entleert werden, sondern allmählich. Wie sich bei Echinocardium, überhaupt den Spatangiden die Begattung vollzieht, ist leider unbekannt. Bei einem nächsten Aufenthalte an der See denke ich hierüber Untersuchungen anstellen zu können. Daß aber eine ähnliche Befruchtung statthaben muß, wie sie LUDWIG[1]) bei Asterina gibbosa beobachtet hat, scheint sehr wahrscheinlich zu sein.

Die Wandung des Penis setzt sich weiter zusammen aus einer mehr oder minder dünnen Bindesubstanzschicht, welcher nach außen das allgemeine Körperepithel aufliegt, in welchem nur wenige Nervenfaserbündel sich verzweigen. Die Bindesubstanzschicht, welche die Basis des Penis umgiebt, ist von besonderer Beschaffenheit.

1) LUDWIG, Entwickelung der Asterina gibbosa, in: Morpholog. Stud. an Echinod. 2. Bd. 1882.

Sie entbehrt jeder Kalkeinlagerung und ist die Grundsubstanz von gallertartiger Konsistenz. Sternförmige und spindlige Bindesubstanzzellen verzweigen sich in ihr. In der Fig. 7 auf Taf. XVIII tritt dieser Teil durch seine dunklere Färbung hervor, während die entkalkte Bindesubstanz, das heißt, ihre Fasern sich immer nur wenig färben.

Einer Bewegung ist die Papille ihrem Bau nach kaum fähig, sie kann weder sich kontrahieren, noch ausdehnen.

An ihrer Basis ist das Epithel sehr verdickt, was mit der starken Ansammlung der Nervenfaserbündel zusammenhängt (vgl. die Fig.).

Die weiblichen Geschlechtspapillen.

Bei den weiblichen Spatangiden mündet der Ovidukt nicht einfach durch eine Öffnung in der Genitalplatte nach außen, sondern auch bei diesen findet sich auf jeder Genitalplatte je eine papillöse Erhebung, welche auf ihrem konisch zugespitzen Ende durchbohrt ist. In dieses äußere Kopulationsorgan tritt der Ovidukt ein. Die Entleerung der Eier geschieht durch die Öffnung in der Spitze des Organes. Diese Kopulationsorgane sind äußerlich sehr ähnlich denen der männlichen Tiere, nur etwas gedrungener im Bau.

Kurz nachdem der Ovidukt in die Wandung der Genitalplatte eingetreten ist, schwillt er kuglig an zu einem Ei-Reservoir, welches also in der Genitalplatte liegt. In diese kuglige Erweiterung werden die Eier zunächst getrieben, und kann sie prall von ihnen angefüllt sein. (Ihr Durchmesser beträgt etwa 0,1 mm.) Sie gelangen in dieselbe durch die Kontraktionen vornehmlich der cirkulären Muskulatur des Oviduktes. Diese hört auf, sobald der Ovidukt in die Genitalplatte eindringt. Die Weiterbeförderung der Eier geschieht von hier aus durch die langen Wimpern des Innenepithels der Papillen, in gleicher Weise wie ich das von dem Sperma oben geschildert habe. Die Eier haben einen Durchmesser von 0,04 mm. Es werden deshalb immer nur wenige auf einmal durch den engen Kanal der Papille nach außen gelangen können.

Alle Eier sind vollkommen reif, das heißt, die Bildung von Polzellen ist bereits vor sich gegangen und an Stelle des großen Keimbläschens der unreifen Eier ist der kleinere Eikern getreten. Die Befruchtung geschieht sicher auch hier erst, nachdem die Eier in das Seewasser gelangt sind und nun mit dem Sperma in Berührung kommen.

Daß die Einrichtung von äußeren Geschlechtspapillen bei der Erhaltung der Art von nicht zu unterschätzendem Vorteil sein wird, ist selbstverständlich. Mit der eigentümlichen Lebensweise der Spatangiden, welche eine von der der Echiniden abweichende ist, wird diese Entleerung der Geschlechtsprodukte zusammenhängen. Bekanntlich graben sich viele dieser Spatangiden tief in den Sand ein. Wahrscheinlich thun dies alle Echinocardien, und ich erinnere nur an Ech. cordatum, welches man in Helgoland in Höhlen, in den Sand eingegraben, leicht beobachten kann.

Kapitel 4.

Der Darmtractus.

Dadurch, daß After und Mundöffnung (in Vergleich zu den regulären Formen) ihre Lage verändert haben, kann man am gesamten Darmtractus vier Windungen unterscheiden. Von der Mundöffnung, die zwischen Ober- und Unterlippe liegt, steigt senkrecht der Ösophagus hinab, und am Übergang in den Dünndarm liegt die erste Windung. Unmittelbar nach der Biegungsstelle tritt der von DELLE CHIAJE entdeckte Nebendarm aus demselben heraus, um ungefähr da in den Dünndarm einzumünden, wo derselbe die letzte Umbiegungsstelle desselben bildet. Der Darm beschreibt weiter eine untere sowie obere Windung, die übereinander liegen und wie bei den Echiniden in entgegengesetzter Richtung verlaufen [1]). Endlich geht er nach einer letzten Windung in das Rectum über und zieht zum After. Im ganzen Verlaufe ist der Darm durch Mesenterien oder Stränge an der Körperwand befestigt.

Ich unterscheide den Anfangsteil des Schlundes bis zur Umbiegungsstelle als Schlund, während der Magen von hier an bis zum Ursprung des Nebendarmes reicht, wenn man überhaupt diesen Teil besonders zu benennen hat. Hierauf folgt der lange Dünndarm, welcher an der letzten Umbiegungsstelle in den Dickdarm übergeht. Hierzu kommt noch das Divertikel, von länglich-ovaler Form, welches auf dem Dünndarm aufliegt.

Der Schlund. Bis zur ersten Biegung des Darmes zeigt

1) Vergl. hierüber besonders HOFFMANN und KOEHLER, a. o. O. pag. 34.

sich derselbe bei Spat. purp. auf seiner Innenfläche ausgekleidet von nahezu kubischen Zellen (Fig. 9, Taf. XVII). Diese Zellen scheinen keine Flimmerhaare zu besitzen, wie sie HOFFMANN ihnen zuschreibt, denn sonst wäre die sich deutlich oft auf weite Strecken abhebbare Cuticula nicht recht erklärlich. Diese stellt ein mehr oder weniger stark entwickeltes helles Häutchen dar. In Fig. 9 sieht man sie teilweise von den Zellen abgehoben. Unterhalb des Innenepithels lagert die Bindesubstanzschicht. In ihrer Grundsubstanz sind wenig Zellen und Fasern vorhanden. Sie besitzt eine gallertartige Konsistenz im lebenden Zustand. Pigmenthaufen von schwärzlicher Farbe, eigentümliche gelbe, kuglige Konkretionen sind oft in großer Anzahl anzutreffen. Ist das Lumen im Anfangsteil des Schlundes glattwandig, so erheben sich bald Zotten, von der Bindesubstanzschicht und dem Innenepithel gebildet, in das Innere. Sie treten in Gestalt von zackigen Längslinien bei Oberflächenansicht hervor.

In der äußersten Lage der Bindesubstanzschicht liegen Längsmuskelfasern und nach außen von ihr eine Ringsmuskelschicht (Fig. 9, Taf. XVII). Die Längsmuskelfasern bilden keine gemeinsame ununterbrochene Schicht, sondern stehen stets mehrere zu Trupps angeordnet zusammen. Diese Bündel stehen in gleichen Abständen voneinander. Die Ringsmuskularis besteht aus kreisförmig angeordneten glatten Muskelfasern. Auch sie ist nicht sehr stark entwickelt. Nach außen von diesen Muskelfasern liegen hier und da noch wenige Bindesubstanzfasern und Zellen und als Hülle wird die Schlundwandung von einem aus wimpernden, abgeplatteten Enterocölzellen gebildeten Epithel umgeben, wie dasselbe alle in der Leibeshöhle gelagerten Organe sowie die innere Fläche der Körperwand überzieht.

Bei Bryssus unicolor (Fig. 4, Taf. XVIII) wird der Schlund von cylindrischen Zellen ausgekleidet, welche einen sehr geringen Querdurchmesser besitzen. Der Kern liegt in verschiedener Höhe der einzelnen Zellen, so daß der Anblick eines mehrschichtigen Epithels vorgetäuscht werden kann. Besonders stark sind bei dieser Art die Anhäufungen von schwarzkörnigen Pigmentkörpern *Ph* in der Bindesubstanzschicht. Die Anordnung der Muskulatur ist die gleiche wie bei Spat. purp. Der zweite Darmabschnitt vom Ende des Schlundes bis zum Ursprung des Nebendarmes wurde als Magen von mir bezeichnet. Es geschah dies aus dem Grunde, weil KOEHLER vielzellige, schlauchförmige Drüsen in diesem Abschnitt gefunden hat und somit ein dem Magen der

Asteriden und der Holothurien gleicher, homologer Darmteil damit den Spatangiden zuerkannt wird. Inwiefern auch anderen Gattungen solche Drüsen zukommen, und ob man bei allen Arten einen zweiten Darmabschnitt histologisch unterscheiden darf, darüber habe ich keine weiteren Beobachtungen angestellt, muß also diese Fragen unentschieden lassen. Die übrigen Schichten bleiben dieselben.

Im Dünndarm trifft man im ganzen Verlauf ein aus langen, cylinderförmigen Zellen sich zusammensetzendes Epithel an, welches bald glatt verläuft, bald in Zotten gelegt die innere Oberfläche vergrößert. Die Wandung des Dünndarms ist sehr dünn im Verhältnis zu seinem Umfang und mißt nirgends über 0,3 mm. Bei Bryssus unicolor haben die Epithelzellen der Windung, welcher der Hauptnebendarm anliegt, eine Länge von 0,06 mm—0,03 mm. Ein Cuticularsaum, 0,003 mm dick, liegt der Peripherie auf. Derselbe ist als Rest der Flimmerhaare anzusehen, von denen nur die Fußstücke erhalten sind. Diese sind leicht voneinander zu unterscheiden.

Die unterhalb des Innenepithels gelagerte Bindesubstanzschicht ist meist gering entwickelt. Nur da, wo die Blutflüssigkeit (auf den Schnittpräparaten als geronnene Substanz erkennbar) in unregelmäßigen Lücken in derselben verläuft, ist sie stärker verdickt, wie Fig. 12 auf Tafel XVI zeigt. Anhäufungen von Pigmentkörnern sind in großer Menge vorhanden. Die Längsmuskulatur ist sehr gering entwickelt. Die Fasern bilden auch in diesem Darmabschnitt keine zusammenhängende Schicht, sondern sind oft durch Interstitien voneinander getrennt. Desto kräftiger ist die Ringsmuskelschicht gebildet. Nach außen von ihr liegt das wimpernde Enterocölepithel mit seinen abgeplatteten Zellen. Derselbe Bau des Dünndarms, wie ich ihn hier für Bryssus schildere, kommt auch Spatangus zu, wie aus KOEHLER's [1]) Beschreibung hervorgeht. Zur Unterscheidung einer inneren und äußeren Bindesubstanzschicht der Darmwandung, wie es der genannte Forscher thut, scheint mir gar kein Grund vorzuliegen. Zwischen der Ringmuskulatur und dem Außenepithel findet man allerdings hier und da Bindesubstanzfasern und Zellen, aber in so geringem Maße, daß man von einer besonderen Schicht kaum sprechen kann. Sowohl im Dünndarm, als im Schlund trifft man auf Nervenzüge, welche teils Fasern zur Muskulatur abgeben, teils an das Innen-

---

1) A. o. O.

epithel zu treten scheinen. Dieses Darmnervensystem, welches ich hier zum ersten Male von Spatangiden beschreibe, ist weiter oben in dem Kapitel über das Nervensystem näher besprochen worden.

Der Nebendarm, von DELLE CHIAJE entdeckt, entspringt als dünnes Rohr am Anfangsteil des Dünndarmes, nicht am Rande, sondern mehr auf demselben, wie am besten ein Blick auf Figur 11, Tafel XVI lehrt. Auf der inneren Fläche des Dünndarms zeigt sich eine schlitzförmige Öffnung, sehr eng, um keinem der größeren oder kleineren Steine oder anderen Fremdkörpern des Dünndarmes den Eintritt zu gestatten.

Der Nebendarm schwillt eine geringe Strecke nach seinem Ursprung ungemein stark an und kann einen Durchmesser von 5 mm erreichen. Seine Stärke ist somit eine weit größere als bei den regulären Formen.

Eigentümlich ist sein Eintritt in den Dünndarm. Fig. 11, Taf. XVII zeigt diesen geöffnet. Auf der inneren Fläche erkennt man eine halbmondförmige Figur. Diese kommt dadurch zustande, daß der Dünndarm durch eine Klappe gegen den Nebendarm verschlossen ist. Liegt die Klappe *Kl* so, wie in der Figur gezeichnet ist, dann bleibt nur ein kleiner, halbmondförmiger Schlitz übrig, der die Kommunikation des Dünndarm- mit dem Nebendarmlumen gestattet.

Der Bau der Wandung des Nebendarmes stimmt bei Bryssus unicolor in fast allen Stücken überein mit dem des Dünndarmes.

Das Innenepithel besteht aus cylindrischen Zellen, deren Substanz fein granuliert ist. Die Höhe des Epithels kann eine sehr wechselnde sein. Ein kugeliger Kern liegt im freien Ende der Zellen. Der Zellinhalt färbt sich mit Karmin. Abgegrenzt wird dieses Epithel von der darunter liegenden Bindesubstanzschicht durch eine starke Basalmembran. Eine solche hat KOEHLER in allen Darmabschnitten beschrieben als membrane élastique. Mir ist sie nur hier aufgefallen in so starker Ausbildung, wie sie nach dem französischen Forscher allgemein sein soll. Ein so starkes Hervortreten der Basalmembran ist wohl nur der Konservierungsart zuzuschreiben.

In der Bindesubstanzschicht treten in der Grundsubstanz feine Fasern und Zellen auf, sowie die gleichen Pigmentanhäufungen, wie im übrigen Verlauf des Hauptdarmes. Blutlakunen und geronnene Flüssigkeit habe ich auf keiner meiner zahlreichen Schnittserien (Bryss. unicol.) nachweisen können (Fig. 13, Taf. XVIII).

Das Epithel des Dünndarmes geht direkt in das des Nebendarmes an seiner Ursprungsstelle über. Es hat bei Bryssus hier eine Länge von 0,02 mm. Große Mengen von gelbkörnigem Pigment sind zwischen den Zellen an ihrer Basis abgeschieden. Das Lumen des Nebendarmes ist sehr oft erfüllt von großen, blasigen Protozoen (Infusorien), deren eiförmiger Körper unregelmäßig geformten Kern besitzt. Ein Stäbchenbesatz unterhalb des vorderen Körperendes, welches etwas zugespitzt ist, zeichnet diese nur auf Schnittpräparaten untersuchten Parasiten aus. Große Mengen von einem Sekret erfüllen besonders da, wo der Nebendarm entspringt, sein Lumen, und man kann beobachten, wie dieses Sekret von den Zellen abgeschieden wird, welche die innere Auskleidung bilden. Sekrettropfen treten aus den Zellen an ihrem freien Ende heraus.

Bei Spatangus existiert nur ein Nebendarm; ebenso bei Echinocardium. Drei hierauf untersuchte Gattungen, Bryssus, Schizaster und Bryssopsis, besitzen einen zweiten Nebendarm, welcher durch Koehler [1]) aufgefunden worden ist. Er verläuft zwischen dem Dünndarm und dem Hauptnebendarm und besitzt nach Koehler eine verschiedene Länge bei den einzelnen Gattungen.

Ich habe denselben nur bei Bryssus unicolor näher untersucht. Der Durchmesser dieses zweiten Nebendarmes ist ein sehr geringer und beträgt wenig über einen Millimeter. Dabei ist seine innere Höhlung nicht glatt, sondern der Länge nach verlaufende Wülste springen in sein Lumen hervor. Auf dem Querschnitt tritt dieser Bau dadurch zur Beobachtung, daß unregelmäßige Wülste in meist dreieckiger Form in das Lumen hervorspringen und dieses selbst so sehr verengt erscheint. Das von den langen, cylindrischen Zellen abgesonderte Sekret liegt in Gestalt einer sich mit Karmin rosa tingierenden, geronnenen Masse in dem engen Lumen. Dieser zweite Nebendarm liegt dem Dünndarm dicht angeschmiegt an, durch ein dünnes Mesenterium mit ihm verbunden.

1) Koehler, a. o. O.

Allgemeiner Teil.

Kapitel 1.

Zur Phylogenie der Echinodermen.

Ihr Ursprung.

Wenn man die Frage aufstellt, mit welcher Gruppe von Metazoen sind die Echinodermen, unter Rücksichtnahme auf ihre gesamten Organisationsverhältnisse am nächsten verwandt, so wird die Antwort zugleich auf ihre phylogenetische Entstehung Licht zu werfen geeignet sein. Ich sagte, wenn man die gesamten Organisationsverhältnisse, also die Beschaffenheit des Nervensystems, der Leibeshöhle u. s. w., in Betracht zieht, und wollte damit zugleich andeuten, daß ich alle die Versuche als verfehlt ansehen muß, welche nur auf ein einziges Organsystem ihr Augenmerk richten, wie es jüngst KLEINENBERG gethan hat, der dadurch, daß er nur das Nervensystem in Betracht zog, zu den wunderlichsten Spekulationen über den Ursprung der Anneliden von Medusen gekommen ist, Spekulationen und Gedanken, die sich „im natürlichen Geschehen" wohl nicht so bald wiederfinden dürften. Die Larvenformen der Echinodermen, die Entstehung der Leibeshöhle, des Enterocöls, die Entstehung und der Bau des Nervensystems werden vornehmlich auf wurmartige Wesen hinweisen, und zwar auf solche Formen, welche ein typisches Enterocöl in gleicher Entstehung und Ausbildung besitzen, und bei denen das Nervensystem entweder noch im Ektoderm gelegen ist, wie bei den Asteriden, oder doch in ähnlicher Weise, wie es bei Echiniden, Holothurien der Fall ist, gelagert erscheint. Eine nähere Verwandtschaft mit den Cölenteraten den Echinodermen

zuzuschreiben, wie es Kleinenberg in einer allerdings nur nebenbei hingeworfenen Bemerkung (s. Entstehung d. Annelids etc. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 44, 1886) thut, geht nicht an, denn die Übereinstimmung im Bau des Nervensystems allein würde nicht ausreichen, die große Menge der sonstigen Differenzen im Bau auszugleichen, wie beispielsweise das Vorhandensein einer Leibeshöhle bei den Echinodermen.

Unter den verschiedenen Wurmgruppen sind es vor allem die Anneliden mit ihrem typischen Enterocöl, welche den Echinodermen am nächsten stehen, wie Haeckel schon vor langer Zeit ausgeführt hat. Und in der That wird diese Anschauung ganz besonders unterstützt, besonders auch durch den Bau der Körperwand. Bei den Asteriden findet sich in jedem Arm ein Hautmuskelschlauch vor, bestehend aus einer Rings- und einer Längsmuskelschicht. Bei Echiniden ist die erstere nur noch rudimentär (Ludwig) vorhanden, während bei den Holothurien dieselbe auf bestimmte Zonen beschränkt erscheint.

Was den Bau des Nervensystems anlangt, so ist derselbe bei Asteriden der denkbar einfachste — Epithelsinneszellen und Nervenfasern. Aber auch unter den Würmern, und gerade unter den höher entwickelten, finden wir Formen, wo das gesamte Nervensystem während des ganzen Lebens im Ektoderm persistiert. Das ist bei den Archanneliden der Fall (Hatschek und Fraipont).

Es liegt demnach kein Grund vor, der uns hindern könnte, die Echinodermen, wenn auch nicht als Anneliden anzusehen, so doch als abstammend von mit echter Leibeshöhle versehenen Würmern, bei denen das Nervensystem noch auf der niedrigsten Entwicklungsstufe sich befand, und bei denen ein Wassergefäßsystem wahrscheinlich schon ausgebildet war. Dabei fragt es sich aber vor allem: welche Gruppe der Echinodermen ist als die ursprünglichste aufzufassen, und sind die einzelnen Abteilungen voneinander ableitbar?

Es ist merkwürdig, daß der größte Teil der Zoologen und Geologen die Crinoideen (oder Cystideen) als diejenigen ansehen, welche alle Organisationsverhältnisse am ursprünglichsten bewahrt haben sollen.

Crinoiden wie Asteriden sind von gleichem Alter. Beide Gruppen treten bereits in der Silurformation auf. Die uns aber hier zuerst entgegentretenden Arten sind weit entfernt, als ursprüngliche gelten zu können. Diese selbst sind uns nicht aufbewahrt worden. Begreiflich wird dies, wenn man bedenkt, daß

bei ihnen das Kalkskelett, also die der Erhaltung am meisten förderlichen Teile, noch wenig ausgebildet gewesen sein wird, und daß überhaupt sämtliche Asteridenreste sich sehr schlecht konserviert zeigen, so daß sie meist nur in Fragmenten vorkommen. Von der Paläontologie ist deshalb niemals zu erwarten, daß sie die Stammesgeschichte dieser Gruppen aufklärt. Dieser auch von ZITTEL ausgesprochenen Ansicht (Handbuch der Paläontologie, Bd. I. 1. pag. 309) sind andere Paläontologen, wie NEUMAYR, nicht beigetreten (Morphologische Studien über Echinodermen, in: Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. 86. 1881), sondern haben einen Stammbaum der Echiniden errichtet fast lediglich auf paläontologische Befunde hin. Ob dieser Stammbaum mit den anatomischen Befunden vereinbar ist, werde ich kurz erörtern.

Nach NEUMAYR sind als Stammgruppe der Echinodermen die Cystideen anzusehen, also eine Gruppe, welche andere mit den Crinoiden vereinigt haben, und von ihnen aus sollen sich die Crinoiden abgezweigt haben. Diese Abzweigung ist nicht mehr nachweisbar, da beide Gruppen nebeneinander im Untersilur auftreten und frühere Reste nicht aufgefunden worden sind. Es ist also die Annahme, daß die Cystideen die älteste Echinidengruppe seien, nicht einmal paläontologisch begründet. Weiter sollen nach NEUMAYR von den Cystideen sich die Ophiuroasteriden und nach einer anderen Richtung die Echiniden abgezweigt haben. Ob es sich nicht um bloß äußere zufällige Ähnlichkeiten handelt, wenn unter den Cystideen Formen, wie Agelacrinus, an die Asteriden gemahnen, ist schon von anderen Forschern hervorgehoben worden. Das Gleiche gilt wohl von den Ähnlichkeiten, die man zwischen Cystideen (Mesites u. a.) und Echiniden konstruiert hat. Die genetischen Verhältnisse sind auch hier, wie HOERNES sagt (Elemente der Paläontologie 1884, pag. 173) noch sehr zweifelhaft.

Nimmt man nun noch hinzu, daß gegen die Homologisierung der Basaltäfelchen des Crinoiden-Kelches mit den Scheitelplatten der Echiniden (H. CARPENTER) gewichtige Bedenken erhoben worden sind, so nimmt die Wahrscheinlichkeit zu Gunsten der Ableitung der Echiniden von den Crinoiden noch mehr ab.

Zu alledem kommt noch, was den Ausschlag giebt, daß die Crinoiden anatomisch und histologisch unmöglich als die Stammgruppe der Echinodermen angenommen werden können. Unser jetziger Standpunkt kann nur der sein, daß auf der einen Seite

die Crinoiden stehen, auf der anderen die Asteriden, von denen aus ohne Zwang sich die Echiniden herleiten lassen, und endlich die Holothurien. Während die letztgenannten drei Gruppen in ihrer Organisation sich voneinander ableiten lassen, stehen die Crinoiden außer allem Zusammenhang.

Ganz eigentümlich und bei keiner Gruppe vorhanden sind die merkwürdigen Kelchporen, durch welche die Leibeshöhle mit der Außenwelt in Verbindung steht. Vor allem ist aber das Nervensystem nicht in der ursprünglichen, bei Asteriden vorhandenen Gestaltung erhalten. Es ist dasselbe (Nervenring und von demselben ausstrahlende radiäre Ambulacralnervenstämme) nicht mehr epithelial, sondern subepithelial gelagert. (Ludwig.)

Der wichtigste Teil des Nervensystems der Crinoiden ist jedoch dorsal gelagert im Centrodorsale; von einem Centralorgan gehen in jeden Arm Faserzüge ab, und von diesen solche zu den Muskelbündeln und Anhängen des Armes, wie es W. B. Carpenter schon im Jahre 1865 beschrieben hat. Ein so gestaltetes dorsales Nervensystem findet sich weder bei Asteriden (Ophiuren), Echiniden und Holothurien vor. Vor allem ist dann noch der Leibeshöhle der Crinoiden zu gedenken, welche wahrscheinlich als Schizocölraum aufzufassen ist, und der Geschlechtsorgane, deren Gestaltung eine von der der übrigen Gruppen abweichende ist.

Es lassen sich die Crinoiden deshalb am ungezwungensten, wie ich meine, als ein Seitenzweig der Echinodermen ansehen, dessen Ursprung uns zweifelhaft ist. Als der Wahrheit vielleicht am nächsten kommend darf man aber wohl annehmen, daß die Crinoiden wie die Asteriden einer gemeinsamen Wurzel entsprossen sind. Die letzteren halte ich für die der Stammform am nahestehendsten Echinodermen, indem ich besonders auf den Bau und die ektodermale Lagerung des Nervensystems hinweise. Wie ich mir die Echiniden aus ihnen entstanden denke, werde ich auf den nächsten Seiten entwickeln.

Somit komme ich zu dem Resultat, daß die Forscher, an der Spitze Haeckel, G. O. Sars, Lange, das Richtige getroffen haben, wenn sie die Asteriden an die Spitze der Echinodermen stellen. Die Paläontologie, um das nochmals zu betonen, stützt weder die eine Deutung („die Crinoiden als die der Stammgruppe zunächst stehende älteste Echinodermenklasse“ zu betrachten, Claus) noch die andere, von mir soeben vertretene, da beide Gruppen zusammen zu gleicher Zeit im Untersilur auftreten. Allein die morpho-

logischen Daten können hier zur Entscheidung herangezogen werden.

Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Asteriden und Echiniden.

Nachdem ich die Organisationsverhältnisse der Echiniden dargestellt habe, möchte ich es im folgenden versuchen, die Gründe zusammen zu stellen, welche den Satz zur möglichsten Wahrscheinlichkeit erheben sollen, daß die Asteriden als die ursprünglichste der Stammform der Echinodermen am nächsten stehende Gruppe angesehen werden müssen und die Echiniden aus ihnen herzuleiten seien, wie es schon von Haeckel, Gegenbaur und anderen angenommen worden ist.

Ich bin mir hierbei wohl bewußt, daß diese Annahme für viele als feststehender Satz gilt. Für diese ist das Folgende nur zum geringsten Teile geschrieben, sofern sie nicht wie ich der Meinung sind, daß dieser Satz bisher noch unbewiesen sei. Ich möchte vor allem auch weiter ausführen, daß überhaupt nur die eine Möglichkeit vorhanden ist, die Organisationsverhältnisse der Echiniden zu erklären, wenn wir sie von denen der Asteriden herleiten, und daß diese Annahme allein eine ungezwungene Erklärung ihres Baues zuläßt.

Die Paläontologie zeigt uns, daß die Asteriden zu den ältesten Organismen gehören, und daß nichts im Wege steht, die Echiniden, die bereits im Untersilur vertreten sind, von ihnen abzuleiten. Dabei ist natürlich immer nur an die regulären Seeigel zu denken, nicht aber an die irregulären wie die Spatangiden, die mit größter Sicherheit als spätere Bildungen anzusehen sind. — Wenn ich deshalb im folgenden von Echiniden spreche, so sind damit zunächst nur die regulären Seeigel gemeint.

Bei einer Ableitung des Echiniden-Organismus von dem der Asteriden wird an erster Stelle zunächst das Nervensystem in Betracht zu ziehen sein. Das Nervensystem entsteht bei den Seesternen im Ektoblast [1]) und behält seine Lagerung im Ektoderm bei. Dies gilt für das Centralnervensystem, Gehirnring und die fünf (oder mehr) Ambulacralnervenstämme. Das Darmnervensystem lasse ich als unwesentlich bei unserer Vergleichung beiseite.

Bei den Echiniden liegt am erwachsenen Tier das Nerven-

1) Vergl. Ludwig, Asterina gibbosa.

system nicht mehr im Ektoderm: es ist in das Mesoderm zu liegen gekommen, und nur da, wo Sinnesorgane vorhanden sind, sehen wir dasselbe noch in Verbindung mit dem Körperepithel stehen.

Sind nun die Elemente, welche das Centralnervensystem bei den Echiniden zusammensetzen, dieselben wie die der Asteriden oder doch ableitbar von denen der letzteren Gruppe? Um diese Frage zu entscheiden, sei kurz auf die Zusammensetzung des Nervensystems der Asteriden hingewiesen. Gehirnring und Ambulacralnerven bestehen aus mit Ganglienzellen untermischten Nervenfasern, welche zwischen den Fortsätzen der ungemein verlängerten, fadenförmigen Epithelzellen der Ambulacralrinne verlaufen. Diese Epithelzellen nannte ich Stützzellen, ihre basalen Ausläufer Stützfasern [1]); die letzteren sind die sogenannten Querfasern älterer Autoren, welche senkrecht zu der Nervenfasermasse verlaufen. Bei den Echiniden besteht das Centralnervensystem aus folgenden Elementen: der Nervenfasermasse mit den Ganglienzellen und, diesen aufliegend, Zellen, über deren Natur gestritten werden kann. Dieser Zellbelag, welcher den Hauptnervenstämmen und dem Gehirnring peripher aufliegt, wird von Frédéricq als nervös angesehen; es soll sich hier um Ganglienzellen handeln, die den Nervenfaserzügen in ähnlicher Weise aufliegen, wie es bei vielen Würmern beispielsweise der Fall ist.

Ob diese Zellen die Funktion von Ganglienzellen angenommen haben, ist mir zweifelhaft. Ihrer Herkunft nach sind es Epithelzellen, welche mit den anfänglich epithelial (im Ektoblast) gelagerten und entstandenen Nervenfasern zusammen in das Mesoderm zu liegen gekommen sind, wie ich annehme. In erster Linie funktionieren sie als Deckepithel, als Schutzbelag für die feinen Nervenfasern, wie ich schon bei den Holothurien auseinandergesetzt habe und wie mir aus einem Vergleich mit den Asteriden ziemlich sicher hervorzugehen scheint. Daß diese Zellen ein Deckepithel, eine Schutzdecke bilden, geht weiter hervor aus ihren basalen Stützfasern, welche die Nervenfasern senkrecht durchsetzen. Diese Stützfasern sind aber bei den Echiniden bisher den Forschern entgangen. Ich glaube, daß auch diejenigen, welche geneigt sind, das Deckepithel für nervöser Natur zu erklären, nach Entdeckung der Stützfasern diese Ansicht nicht mehr in vollem Umfange aufrecht erhalten können. Was aber weiter gegen die nervöse Natur dieser Zellen spricht, ist ihr Abweichen in Form

1) Vergl. Heft 2, Die Asteriden.

und Größe von den eigentlichen Nervenzellen in den Hauptstämmen und den Nervenzellen, welche an Bifurcationsstellen der Hautnervenzüge einen peripheren Belag bilden.

Die Ganglienzellen, welche in den Hauptstämmen und Gehirnring liegen, besitzen einen ovalen Kern, der sich stets heller färbt als der Kern der Deckzellen. Meist ist ein Kernkörperchen zu sehen. Die Größe der Ganglienzellen ist von der der Deckzellen verschieden. Letztere sind stets kleiner, besitzen meist einen basalen Zellfortsatz, eine direkte Fortsetzung der Zellsubstanz, welcher ein anderes Lichtbrechungsvermögen zeigt als die Nervenfasern und mit ihnen schon deshalb nichts zu thun hat, dann aber auch viel stärker ist, einen größeren Durchmesser besitzt.

Die Ganglienzellen, wie sie in den peripheren Teilen des Nervensystems vorkommen, sind von zweifacher Gestalt. Liegen sie innerhalb der Nervenfasern, der Hautnerven — ich spreche dann von Nervenzügen — so besitzen sie dieselbe Gestalt wie in den Hauptstämmen. Außer dieser Art kommen Zellen vor, die durch ihre Größe, ihren großen hellen Kern und das konstante deutliche Kernkörperchen sich auszeichnen. Diese lagern peripher auf den Nervenzügen und bilden da, wo Nervenfasern austreten von den Nervenzügen, um beispielsweise zu den Muskelfasern zu ziehen (in den Pedizellarien die Verzweigungen zwischen den Muscul. adductores, im basalen Ringnerv der Stacheln von Sphaerechin., Echinus, Centrosteph. etc.) einen Belag zwischen den von den Nervenfasern umsponnenen Muskelfasern, wie es Fig. 1, Taf. X zeigt. Diese Zellen messen etwa 0,007 mm, ihr kreisrunder Kern 0,002—0,003 mm. Fig. 2, Taf. X zeigt diese Zellen an einer Bifurcationsstelle eines Nervenzuges in einer Pedizellarie. Daß sich diese Nervenzellen weit unterscheiden von den Zellen des Deckepithels, darüber kann also kein Zweifel sein.

Wenn ich in etwas umständlicher, manchem vielleicht für überflüssig erscheinender Weise die Frage nach der Bedeutung dieser Belegzellen erörtert habe, so lag das in dem Bestreben, meiner Darstellung einen möglichsten Abschluß zu geben.

Wenn man die Echiniden direkt von den Seesternen ableiten will, so wird man bei denselben nach dem Fühler und Augenflecken homologen Organen suchen. Bekanntlich finden sich auf den Intergenitalplatten (Ocellarplatten) bei vielen Seeigeln Pigmentflecke, welche man als Augen deuten zu können glaubte, da sie an den Enden der Seesternarme homologen Stellen liegen. Wie ich oben auseinandergesetzt habe, handelt es sich um keiner-

lei an die Seestern-Augenflecke erinnernde Bildungen, sondern nur um Anhäufungen von Pigment, die bald vorhanden, bald fehlen können. Daß aber hier von Rückbildungen der Augenflecke mit einigem Recht gesprochen werden kann, folgt aus dem Vorhandensein eines, wenn auch modificierten, Fühlers bei den Echiniden [1]). Der Fühler (vergl. Fig. 2 auf Taf. VI) durchbohrt die Intergenitalplatte und kommt so teils in dieselbe, teils auf dieselbe zu liegen. Wassergefäß (ambulacrales) und ein Nervenstamm enden in demselben in gleicher Weise, wie dies bei den Seesternen der Fall ist. Ja selbst die Beweglichkeit kann man dem Echiniden-Fühler nicht gänzlich absprechen, indem er, das heißt sein auf der Platte lagernder Endteil, durch das in ihm blind endende Wassergefäß sehr gut geschwellt werden kann und auf diese Weise hervorgestülpt werden kann, wenn auch nur in beschränktem Maße. Vielleicht existieren noch heute Seeigel, bei denen es Augenflecke wie bei den Seesternen giebt, und bei denen dann die Ähnlichkeit der Fühler von beiden Gruppen eine noch größere sein würde. Dies scheint insofern allerdings zweifelhaft, als da, wo echte Sehorgane bei den Seeigeln bisher bekannt geworden sind, diese auf der Oberfläche der Schale aufgefunden wurden, wo sie, zumal in großer Anzahl, den Tieren zu besonderem Vorteil gereichen müssen [2]).

Von gleicher Bedeutung für die Frage nach der Abstammung der Asteriden von Echiniden ist eine Vergleichung ihrer blutführenden Räume, das heißt sämtlicher Schizocölbildungen.

Bei den Seesternen findet sich in der Körperwandung ein System von Lücken und Hohlräumen, die zum Teil als Perihämalräume (Ludwig) bezeichnet werden. Alle diese Lakunen und Hohlräume sind Lücken in der Bindesubstanz, Schizocölräume, wie ich dies entgegen der früheren Annahme, es handle sich um Teile des Enterocöls, nachgewiesen habe, indem ich ihre Entstehung verfolgte. In der Ventralwand verläuft je ein solcher Schizocölraum in jedem Arm. Wir finden ihn wieder bei dem Seeigel in jedem Ambulacrum, und zwar ebenfalls blind endend, hier vor der Intergenitalplatte, dort (Seestern) vor dem Fühler. Während aber

---

1) Vergl. Hamann, Vorl. Mitteilungen zur Morphologie der Echiniden, Nr. 5, in: Sitzungsberichte der medicin.-naturw. Gesellschaft zu Jena. Jahrgang 1886. Heft 2, ausgegeben Ende Oktober 1886.

2) Vergl. die Angaben von Sarasin. Zool. Anz. 1885.

beim Seestern diese fünf Räume oder Kanäle im Centrum verschmelzen zu einem Ringkanal und dieser durch den schlauchförmigen Kanal in Verbindung steht mit den Schizocölräumen in der dorsalen Körperwand, sind die Verhältnisse bei den Echiniden andere, indem sich bei ihnen ein Kauapparat — wahrscheinlich aus Wirbelplatten — entwickelt hat, und ein schlauchförmiger Kanal nur noch als Rudiment vorkommt. Ebenfalls findet sich von dem Schizocölraum-System in der Dorsalwand der Seesterne bei den Seeigeln nur ein Überbleibsel in dem schizocölen Analring, wie ich oben gezeigt habe [1]), erhalten, von dem gleiche Bildungen zu den Geschlechtsorganen führen, wie es die Seesterne zeigen. Daß alle diese Erscheinungen leicht durch die Verwachsungen bei der Entstehung eines Seeigels aus dem Seestern sich erklären lassen, liegt wohl auf der Hand, während ein umgekehrter Entstehungsmodus fast undenkbar scheint, jedenfalls weniger wahrscheinlich ist.

In den fünf Schizocölräumen (Längskanälen) der Ventralwand (Perihämalräumen LUDWIG's) haben sich bei den Asteriden bekanntlich bindegewebige Scheidewände, Septen, entwickelt, in welchen es zur Bildung von wandungslosen Hohlräumen gekommen ist, den Blutlakunen.

Daß wir die ventralen Längskanäle der Asteriden bei den Echiniden wieder antreffen, habe ich bereits auseinandergesetzt.

Was wir aber bei den Echiniden (und Spatangiden) nicht wiederfinden, das sind die Septen, die Längsscheidwände der ventralen Längskanäle mit den in ihnen entwickelten Hohlräumen den eigentlichen Blutlakunen. Dies läßt sich auf folgende Weise erklären: Bei den Asteriden als den älteren Formen bleibt das Centralnervensystem im Ektoderm, also da, wo es entsteht, zeitlebens liegen, während es bei den Echiniden zu einer gewissen Zeit aus dem Ektoderm ausscheidet und in die Längskanäle rückt. Es werden bei Seeigeln die Längskanäle (also die bei den Seesternen als Perihämalräume bezeichneten Kanäle) in ihrer ganzen Ausdehnung von den fünf Ambulacral- oder Radial-Nervenstämmen durchzogen. Damit ist natürlich eine Entwickelung von Scheidewänden, Septen, unmöglich gemacht. Spricht man bei den Seesternen von Perihämalkanälen, so müßte man bei den Seeigeln von Perineuralkanälen, sprechen.

Mit dem eigentlichen Blutlakunensystem stehen diese Peri-

1) Vergl. auch meine: Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Echiniden, in: Sitzungsber. d. medicin.-naturw. Gesellsch. zu Jena. Jahrgang 1886. Heft 2, ausgeg. Ende Okt. 1886.

neuralkanäle in keinerlei Zusammenhang. Der Blutlakunenring, welcher bei Seesternen um den Schlund verlief, ist bei Echiniden auf die Laterne zu liegen gekommen, und von ihm aus gehen die Lakunen zum Darm und zur Drüse.

In den Schizocölbildungen des Rückens verlaufen die Blutlakunen in derselben Weise wie bei den Asteriden in septenähnlichen Bildungen. Gleiche Bildungen zeigen weiterhin Asteriden wie Echiniden hinsichtlich der zu den Geschlechtsorganen führenden Blutlakunen.

Bei Seesternen führt zu jedem Geschlechtsorgan je ein Schizocölraum, der sich fortsetzt in Lücken der Bindesubstanz der Wandung der Organe. In jedem Schizocölraum verläuft aber weiter in dem Aufhängeband ein (nach Ludwig's Bezeichnung) Blutgefäß, welches mit dem drüsigen Organ in Zusammenhang steht. Ich sehe diese Kanälchen ebenfalls als Zuleitungsräume an für das drüsige Organ. Die Zellen in denselben werden sicher Stoffe aus den Geschlechtsorganen aufgenommen haben, die nach dem drüsigen Organ geschafft werden. Daß in den Lakunen der Wandung der Geschlechtsorgane Exkretstoffe gebildet werden, kann man leicht auf Schnitten konstatieren. Ablagerungen von Körnchen, bald bräunlicher, bald gelber Farbe, finden sich allerwärts vor. Ja, von einem Forscher ist sogar ausgesprochen worden, daß die Geschlechtsorgane in der Zeit, wo sie nicht Eier oder Sperma bilden, als Drüsen funktionieren!

Bei den Echiniden ist das anatomische Verhalten dasselbe. Auch hier gehen Schizocölräume zu den Organen und schließen die besonderen, in der Wandung gelegenen Lakunen ein. — Die Anlage der Geschlechtsorgane ist in beiden Gruppen die gleiche. Ja, die Bilder, welche von einem Echiniden das Geschlechtsorgan noch als ovales Bläschen zeigen, das in einen Hohlraum hineinragt (Schizocölraum), könnten ebenso gut von einem Seestern herrühren.

Bei Asteriden ließ sich ein Follikelepithel nachweisen. Bei Echiniden ist die erste Anlage der Eizelle aus Epithelzellen insofern nicht abweichend, als auch hier ein Anfang zur Follikelbildung gemacht ist. Dabei bleibt es freilich, und das ausgebildete Echinidenei besitzt wohl eine resistente Hülle, welche aber von der Eizelle, nicht von einem Follikelepithel gebildet worden ist.

Eine anscheinend große Verschiedenheit bildet beim Seeigelorganismus das Vorhandensein eines besonderen Kauapparates, der Laterne. Daß diese durch Umbildung und Umwandlung aus

Wirbeln des Seesternes hervorgegangen ist, scheint wahrscheinlich. Daß aber etwa aus einem mit Kauapparat versehenen Seeigel kein Seestern hervorgegangen sein kann, lehrt meiner Meinung nach mit Sicherheit die Lagerung des oralen Blutlakunenringes und des Wassergefäßringkanales. Die eigentümlichen Lagerungsverhältnisse dieser Organe bei Echiniden sind zurückzuführen auf die einfacheren und leichter verständlichen der Seesterne, bedingt eben durch die Lagerungsveränderung der Wirbel.

Eine weitere wichtige Übereinstimmung zeigt das Wassergefäßsystem. Der Steinkanal der Asteriden ist sehr kompliziert gebaut und stellt nur in der Jugend ein glattwandiges Rohr dar. Später treten schneckenartige Windungen in mannigfaltiger Form in das Lumen hervor. Bei den Echiniden bleibt der Kanal ein glattes Rohr, er zeigt keine an die bei den Seesternen vorkommenden Bildungen gemahnende Organisation. Diese Rückbildung, denn als eine solche fasse ich die Einfachheit dieses Organes bei den Echiniden auf, hängt mit der Lebensweise dieser Tiere eng zusammen. Ihre Bewegung ist in den meisten Fällen eine geringe. Die Saugfüßchen sind bei den langen Stacheln nur in bescheidener Weise thätig, und die Fortbewegung geschieht zumeist mit Hilfe der wie Stelzen gebrauchten Stacheln. Dadurch ist eine Rückbildung in den Längskanälen (Ambulacralgefäßen) des Wassergefäßes eingetreten, die Ampullen sind weniger ausgebildet und die bei Asteriden vorkommenden Ventile sind verschwunden. An ihrer Stelle versorgen der Quere nach ausgespannte Muskelfäden den Verschluß der Ampullen, natürlich nur in sehr unzureichender Weise. Die meisten der Ambulacralfüßchen sind deshalb auch wenig entwickelt, und das gilt besonders für die Spatangiden, bei denen die Rückbildung eine noch viel weiter vorgeschrittene ist, in noch größerem Maße.

Mit ein paar Worten muß ich auf das Schwinden der Körperwandmuskulatur bei Echiniden hinweisen. Bei den Seesternen habe ich in der Körperwand jedes Armes eine Rings- wie Längsmuskelschicht nachgewiesen, wie sie bei den Würmern in gleicher Weise besteht. Bei den Echiniden sind die Radien, die Arme, mit der Scheibe verschmolzen, die Kalkabscheidungen formieren ein aus zehn Plattenpaaren bestehendes Skelett, für welches Muskeln in der Körperwand unnötig geworden sind. Nehmen wir nun an, daß die Holothurien sich von Echiniden abgezweigt haben, so muß dies früh geschehen sein, das heißt, sie müssen von solchen Formen herstammen, bei denen die Muskulatur noch nicht rück-

gebildet und das Plattenskelett noch nicht in der Weise ausgebildet war, wie bei den jetzigen Echiniden es der Fall ist. Nach LUDWIG's[1]) Entdeckung finden sich bei Spatangiden auf der Rückenfläche zwischen den Plattenreihen, welche über dem Periprokt gelegen sind, da, wo sie in der Mittellinie miteinander zusammenstoßen, Muskelfasern. Es ist diese Muskulatur, welche aus kurzen, millimeterlangen, glatten Muskelfasern besteht, die an ihren Enden ausgezackt sind, als das Überbleibsel der Ring- (wie Längs-) Muskulatur der Körperwand zu betrachten, wie sie die Seesterne zeigen.

Welche Bildungen hat man bei den Echinodermen als blutführende Räume zu betrachten?

Die älteren Forscher nahmen an, daß bei den Asteriden die fünf oder mehr in der Ventralfläche der Arme verlaufenden Längskanäle die Blutgefäße seien, und daß der ringförmige, den Schlund umgebende Hohlraum, welcher diese fünf oder mehr Kanäle verbindet, das Ringgefäß sei. Durch LANGE und TEUSCHER wurde aber gezeigt, daß diese radiären oder ambulacralen Längskanäle in ganzer Länge durch ein vertikales Aufhängeband in zwei Hälften geteilt würden und daß dieses Band in seinem Centrum in ganzer Ausdehnung durch Lücken und Hohlräume durchsetzt sei. In diesen letzteren erkannten sie die echten Blutgefäße, oder besser Blutlakunen. Daß die Verhältnisse für die dorsale Körperwand die gleichen seien und daß auch hier die eigentlichen Blutlakunen (der anale Blutlakunenring und die zu den Geschlechtsorganen führenden Lakunen) in solchen Kanälen liegen, hat LUDWIG gezeigt und für die Kanäle den Namen Perihämalkanäle vorgeschlagen. Dabei nahm dieser Forscher aber an, daß die Perihämalkanäle mit der Leibeshöhle, dem Enterocöl, in Verbidung ständen. Ich habe gezeigt, indem ich die Entstehung dieser Hohlräume sowie die der ventralen Blutlakunen nachwies, daß Perihämalräume sowie Blutlakunen der Septen oder Aufhängebänder Schizocölbildungen seien, also homologe Bildungen. Das Gleiche gilt für das von GREEFF entdeckte Hohlraumsystem in der Cutis der Bindesubstanz der Dorsalwand. Diese Hohlräume

1) LUDWIG, Über bewegliche Schalenplatten bei Echinoideen, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29.

stehen in Verbindung mit den Perihämalräumen und dem sog. schlauchförmigen Kanal.

Fassen wir dies zusammen, so haben wir bei den Asteriden eine Reihe von Schizocölbildungen, zu denen die fünf oder mehr ventralen Radiärkanäle (Perihämalräume) gehören und weiter die in Septen verlaufenden Blutlakunen, ebenfalls Schizocölräume.

Was finden wir von diesen beiden Hohlraumsystemen bei den Echiniden wieder?

Bei den regulären Echiniden treffen wir die fünf Längskanäle an, in welche die fünf ambulacralen oder radiären Nervenstämme zu liegen gekommen sind. Weiter finden wir einen den Ringnerven an seiner einen Fläche umhüllenden Hohlraum an, ein Homologon des ringförmigen Perihämalraums der Asteriden. Außerdem ist ein analer ringförmiger Schizocölraum zu verzeichnen mit Hohlräumen, die zu den Geschlechtsorganen ziehen. Diese sind die alleinigen Überbleibsel des großen dorsalen Kanalsystems der Asteriden. In der Wandung derselben, d. h. des analen Schizocölraumes und teils in diesen hineinragend, liegt der anale Blutlakunenring (vergl. Fig. 3, Taf. XVI) und in den zu den Geschlechtsorganen ziehenden Räumen die Blutlakunen. Mithin sind für die Dorsalseite der Echiniden die gleichen Verhältnisse vorhanden wie bei den Asteriden. Man kann auch hier von Perihämalräumen sprechen. Durch die Entstehung des Kauapparates, durch die Lagerung der fünf radiären Nervenstämme, welche ihre epitheliale Lagerung aufgegeben haben und in die schizocölen Längskanäle gerückt sind, ist das abweichende Verhalten der Ventralfläche zu erklären. Es sind die Septen mit den Blutlakunen (in den Längskanälen) in Wegfall gekommen, also die eigentlichen radiären Blutlakunen der Asteriden. Dafür hat sich aber auf der Laterne ein periösophagealer Blutlakunenring entwickelt, von dem aus die Blutlakunen wie bei Asteriden zur Drüse, Darm u. s. w. ziehen.

Bei den Spatangiden, die ja mit voller Sicherheit von den Echiniden abzuleiten sind, liegen diese Verhältnisse folgendermaßen. Der Kauapparat ist verschwunden und mit ihm der periösophageale auf letzterem gelegene Blutlakunenring. In den fünf Längskanälen (Perihämalkanäle), die in einen ringförmigen um den Schlund gelegenen Ringkanal münden, liegen die (radiären) ambulacralen Nervenstämme und der circumorale Nervenring, wie bei den regulären Formen. Es münden aber die Blutlakunen (dorsale wie ventrale) des Schlundes in diesen Schizocölringkanal.

Es ist dieser somit bei den Spatangiden als Blutlakunenring zu bezeichnen und die fünf von ihm abgehenden Längskanäle als die fünf ambulacralen Blutlakunen. Somit ist bei den Spatangiden eine Verschmelzung zwischen den bei Asteriden getrennten Hohlraumsystemen eingetreten. Auf der Dorsalseite verlaufen die Blutlakunen in der Wandung des Schizocölsinus, wie ich oben zum ersten Male genau gezeigt habe. Es stimmen diese Formen hierin also überein mit den Regulären und den Asteriden.

Betrachten wir die Holothurien. Bei Synapta findet sich ein in der Wandung des Wassergefäßringkanales verlaufender Blutlakunenring von sehr schwacher Bildung. Von diesem gehen aus Blutlakunen zu den Tentakelkanälen. In den fünf Ambulacren verläuft gar kein Schizocölraum bei dieser Gattung. Bei den ursprünglichere Verhältnisse zeigenden füßchentragenden Holothurien finden wir aber die fünf radiären ambulacralen Schizocölräume wieder. Hier kann man sie als Blutlakunen mit Recht bezeichnen.

Bei den Crinoiden treffen wir radiäre Längskanäle an, welche, wie ich demnächst nachzuweisen gedenke, ebenfalls Schizocölbildungen sind und von Ludwig als die radiären Blutgefäße bezeichnet wurden, und zwar mit Recht. Greeff und Ludwig erklärten dieselben als homolog mit den radiären Längskanälen (Perihämalräumen Ludwig's) der Asteriden. Später hat Ludwig [1]) diese seine Ansicht zurückgenommen, weil er meint, daß die Längskanäle der Asteriden nicht selbst Blutlakunen seien, sondern diese in den Septen lägen, mithin Blutlakunen der Asteriden und Crinoiden ganz verschiedene Bildungen seien. Eine Begründung fand dieser Ausspruch darin, daß Ludwig die Längskanäle für Enterocölbildungen hielt. Wenn Ludwig dann weiter sagt: Bei den Crinoiden sind noch keine Perihämalräume zur Ausbildung gelangt, weder im Umkreis des oralen Blutgefäßringes noch der radiären Blutgefäße, so ist folgendes zu entgegnen: Die radiären sog. Blutgefäße der Crinoiden und ihr oraler Blutgefäßring sind nichts anderes als die radiären Längskanäle (Perihämalräume) der Asteriden und ihr oraler Ringkanal. Während aber bei den Asteriden in Septen noch besondere Lakunen, die eigentlichen Blutlakunen, zur Ausbildung gelangt sind, fehlen die Septen den Crinoiden. Die Blutflüssigkeit bewegt sich, wie es bei

1) pag. 178 in Band 1 seiner Morpholog. Studien, Beiträge zur Anatomie der Asteriden.

Spatangiden und Holothurien teilweise der Fall ist, in den Längskanälen.

Außerdem besitzen die Crinoiden noch weitere radiäre Schizocölkanäle (homolog den dorsalen Räumen der übrigen Echinodermen), und in diesen, in Septen, Blutlakunen, was später ausführlich gezeigt werden wird.

Fassen wir alle diese Verhältnisse übersichtlich zusammen, so ergiebt sich, daß zwischen echten Blutlakunen, in Septen gelegen, welche in den radiären Schizocölräumen aufgespannt sind, und letzteren selbst kein durchgreifender Unterschied besteht Beide Bildungen sind Schizocölbildungen und entstehen als Lücken und Hohlräume in der Bindesubstanz. Dazu kommt noch, daß der junge etwa einen Centimeter große Asterias in seinen Septen. der Ventralseite noch gar keine Hohlräume hat, daß vielmehr hier die Längskanäle (Perihämalräume) als blutführende Räume fungieren müssen. Wenn wir bei den Echinodermen künftig von dem Blutlakunensystem sprechen, so wird es nicht mehr angehen, nur bei einer Gruppe diese, bei einer andern jene Bildungen als Blutgefäße zu bezeichnen, sondern es wird zu zeigen sein, wie bald dieser, bald jener Teil der Schizocölbildungen die echte Blutflüssigkeit führt und mit den Darmlakunen in Verbindung steht.

Wir haben also zwei verschiedene Schizocölbildungen, zwei Hohlraumsysteme vor uns, welche anfänglich (Asteriden) nebeneinander getrennt liegen, dann aber teilweise in Kommunikation treten können. Folgende Tabelle bringt diese S c h i z o c ö l - b i l d u n g e n zur übersichtlichen Darstellung.

(Siehe Tabelle auf Seite 161).

Zusammenfassung der Resultate, zugleich eine Darstellung der Hauptverhältnisse des anatomischen Baues der Seeigel.

Indem ich im folgenden eine Schilderung des anatomischen und histologischen Baues eines Seeigels geben will, ziehe ich nur die Hauptresultate, welche mir von Wichtigkeit für das Verständnis des Seeigelkörpers zu sein scheinen, heran. Dabei berücksichtige ich die Skelettverhältnisse überhaupt nicht, da dieselben ja hinreichend bekannt und erforscht sind, vornehmlich durch die Arbeiten Lovén's sowie anderer Forscher.

Bei den Holothurien, welche jeglicher Stacheln oder ähnlicher Gebilde entbehren, konnte ich in der Haut gelegene Sinnesorgane

Asteriden besitzen:	Fünf oder mehr radiäre (ambulacrale) Längskanäle (sog. Perihämalkan.) i. d. Ventralwand der Arme und oraler Ringkanal.	In den Septen der Längskanäle gelegene Blutlakunen und oraler Blutlakunenring.	Am Scheitelpol in Septen d. dorsalen Schizocölräume, Blutlakunen.
Echiniden:	vorhanden (als Neuralkanäle)	fehlen, periösoph. Blutlakunenring auf d. Laterne ohne Beziehg. zu den Längskanälen. Darmlakunen münden in dens.	vorhanden,
Spatangiden:	vorhanden, der orale Ringkanal ist in Verbindung getreten mit d. Darmlakunen!	fehlen, Blutlakunenring ausgefallen.	vorhanden,
Crinoiden:	vorhanden, der orale Ringkanal mit den Darmlakunen in Verbindung.	fehlen,	vorhanden, (liegen teilweise in den Armen)
Holothurien p.:	vorhanden, der orale Ringkanal mit den Darmlakunen in Verbindung	fehlen,	fehlen,

beschreiben. Bei den Seeigeln sind dieselben fast alle (mit Ausnahme der Fühler) auf gestielte Organe, auf die Pedizellarien versetzt. Damit ist ihnen erst eine Wirksamkeit gesichert, welche die Sinnesorgane auf der Haut wegen der oft sehr langen Stacheln nicht entwickeln könnten.

An den Pedizellarien mit ihren dreiklappigen Zangen, deren Mechanismus ich ausführlich geschildert habe, waren bisher nur an einer Form, den sogenannten gemmiformen Pedizellarien, vermutliche Sinnesorgane von SLADEN beobachtet worden, ohne daß es diesem Forscher, sowie KOEHLER gelungen wäre, Nervenendigungen nachzuweisen.

Allen Pedizellarien, gemmiformen, tridactylen und trifoliaten, kommen exquisite Sinnesorgane zu. Besondere, oft kompliziert gebaute Tasthügel finden sich auf der Innenseite der Greifzangen. Diese sind mit starren Borsten besetzt. Nervenäste ziehen zu diesen Tasthügeln. Im allgemeinen wurden drei Nervenzüge, aus feinsten Nervenfasern und Ganglienzellen gebildet, beobachtet, welche in den Kopfteil eintreten und während jeder zahlreiche seitliche Äste zur Muskulatur, Sinnesepithel etc. abgiebt, bis zur Spitze jeder Greifzange verfolgt werden konnten. Von besonderer Wichtigkeit beim Erfassen von irgendwelchen Gegenständen sind die Drüsensäcke in der Wandung der Pedizellarien. Ob dieselben auf kleinere Tiere, wie Würmer, eine lähmende Wirkung ausüben können, ist noch zu untersuchen.

An diese Organe schlossen sich die Globiferen an, neu entdeckte Organe, welche als Waffen dienen. Sie fanden sich nur bei wenigen Gattungen vor. Als weitere Anhangsorgane der Haut sind dann die merkwürdigen Sphäridien LOVÉN's zu erwähnen. An ihrer Basis konnte ein Nervenring gefunden werden vom selben Bau, wie er auch an den Stacheln entdeckt wurde. Von diesem basalen Nervenring, der sich äußerlich durch ein verdicktes Epithel, einen Epithelwulst, ankündigt, gehen Nervenfasern einmal zur Muskulatur, ein andermal bis zur Spitze des Stachels in den 4, 5 oder mehr langen Wimperstreifen verlaufend. Zwischen den Saumlinien oder Semiten der Spatangiden fanden sich ähnliche Nervenbildungen vor. Nur ist hier die Nervenfaserschicht, welche epithelial gelagert ist, im ganzen Rückenepithel, besonders dieser Saumlinien, überhaupt stärker entwickelt.

In den Ambulacralfüßchen, besonders den eigentümlichen pinselförmigen Füßchen der Spatangiden wurden Nervenendigungen beobachtet. Der komplizierte Bau, der in der Saugplatte eines Füßchens von einem regulären Seeigel sich findet, kann nur unter Hinweis auf die Abbildungen geschildert werden.

Im Epithel, der Epidermis, welche alle äußeren Organe überzieht, finden sich aller Orten Nervenfasern vor. Sie sind sämtlich epithelial gelagert oder nur teilweise. Dann verlaufen

dieselben subepithelial in der Bindesubstanzschicht, der Cutis. Die Körperwand eines Seeigels setzt sich bekanntlich zusammen aus dem äußeren Epithel, der Cutis mit den Kalkplatten oder einzelnen Kalkkörpern, so zum Beispiel in der Mundscheibe, oder auch auf dem Scheitelpol (bei Centrostephanus longispinus). In der Körperwand, und zwar in der Mitte der paarigen sogenannten Ambulacralplatten verlaufen fünf Längskanäle. Sie beginnen am Scheitelpol unterhalb der fünf Intergenital- (Ocellar-)platten und ziehen bis zur Laterne, dem Kauapparat. Es sind Schizocölbildungen, Längskanäle, in der Bindesubstanzschicht. In dieselben sind die fünf Ambulacral- (oder Radial-) Nervenstämme hineingerückt, welche bei den Seesternen noch im Ektoderm lagern. Diese Nervenstämme enden in den Intergenitalplatten einerseits, anderseits treten sie in die Laterne ein und bilden einen Nervenring, der an einer Seite von einer Eortsetzung der Längskanäle umhüllt wird. In der Intergenitalplatte und auf derselben liegt ein rudimentärer Fühler ohne jede Sehfleckbildung. Die Nervenstämme bestehen aus feinsten Nervenfasern und Ganglienzellen und einem Zellbelag, welcher sich teilweise aus Stützzellen zusammensetzt. Es ist dieses Epithel als homolog anzusehen dem Ambulacralrinnen-Epithel der Asteriden, indem nicht die Nervenmasse allein, sondern das ganze Epithel in das Mesoderm zu lagern gekommen ist, wie bei den Holothurien.

Vom Nerven- oder Gehirnring gehen zum Schlund Nervenzüge ab, welche sich im ganzen Verlauf des Darmtractus verfolgen lassen. Parallel mit den Ambulacralnervenstämmen verlaufen die fünf Ambulacralwassergefäße. Sie enden blind in den Intergenitalplatten, während sie auf dem Kauapparat auf dessen Außenseite heraufsteigen und in den Wassergefäßring eintreten, welcher auf der Oberfläche des Kauapparates (der Laterne) liegt und den Schlund umkreist. Von diesem Wassergefäßring nimmt der Steinkanal seinen Ursprung, steigt senkrecht in die Höhe, durchsetzt die Leibeshöhle und mündet durch die Poren der Madreporenplatte nach außen. Letztere besitzen keine Einrichtung, um verschlossen werden zu können. Sie sind vielmehr fortwährend geöffnet für Ein- und Austritt des Seewassers einerseits, der Inhaltsflüssigkeit des Wassergefäßsystems andererseits.

Die blutführenden Räume bestehen aus folgenden Teilen. Einmal die fünf Längskanäle und der ringförmig verlaufende, den Nervenring umhüllende Raum. Diese Gebilde haben bei den Echiniden nichts zu thun mit den echten Blutlakunen.

Diese letzteren entspringen aus dem Blutlakunenring, welcher auf der Oberfläche der Laterne liegt als ventrale und dorsale Darmlakune. Von der dorsalen Darmlakune zweigen sich Äste ab, ziehen zum drüsigen Organ (dem sog. Herz früherer Autoren), und umspinnen dasselbe. Am Endteil desselben — es reicht bis in die Körperwand, und zwar bis in den Schizocölsinus des Afterpoles — stehen Lakunen des analen Blutlakunenringes mit diesem Organ in Verbindung. Dieser Lakunenring verläuft in einem ringförmigen, den After umkreisenden Schizocölsinus, teils in diesen hervorragend, teils in seiner Wandung. Blutlakunen gehen von ihm ab zu den Geschlechtsorganen.

Eigentümliche Organe sind die fünf auf der Oberfläche der Laterne gelagerten bläschenförmigen, gelappten Gebilde, früher als Polische Blasen beschrieben. In dieselben führt vom Wassergefäßring ein Kanal, der in die Hohlräume derselben mündet, während in der bindegewebigen Wandung Blutflüssigkeit in Lakunen sich bewegt, welche in direktem Zusammenhang mit dem Blutlakunenring stehen.

Bei den Spatangiden sind die fünf Längskanäle und ein mit ihnen kommunizierender Schlundsinus vorhanden. Der echte Blutlakunenring ist jedoch mit der Laterne verschwunden, und es mündet die dorsale wie ventrale Darmlakune in diesen Schlundsinus, in welchem der Nervenring gelagert ist und welcher als Blutlakunenring bezeichnet wurde. Die dorsale Lakune jedoch verläuft neben einem Darmwassergefäß, welch' letzteres aus dem Ringkanal, der ebenfalls die Mundöffnung koncentrisch umgiebt, entspringt. Dieses Wassergefäß und die Darmlakune kommunizieren in ihrem weiteren Verlaufe miteinander und ziehen an der Drüse entlang, bis der echte Steinkanal, von der Madreporenplatte herkommend, in das durch die Verschmelzung entstandene Gefäßgeflecht eintritt.

Damit ist ein Zusammenhang zwischen dem Wassergefäßsystem und dem Blutlakunensystem, also Hohlräumen entodermalen und schizocölen Ursprungs, gegeben, wie er sich sonst bei keiner anderen Gruppe der Echinodermen findet. Daß dies Verhalten das sekundäre ist, können wir mit größter Bestimmtheit behaupten, da ja die Spatangiden paläontologisch die jüngsten Formen sind.

Ein merkwürdiges Organ ist die „ovoide Drüse", das früher als Herz bezeichnete Gebilde. Soweit man nach den vorhandenen Resultaten zu urteilen berechtigt ist, darf man es als ein Organ auffassen, in welchem die nicht mehr für den Körper brauchbaren

Stoffe abgelagert werden. Blutlakunen münden an den Enden in dasselbe oder aber umspinnen es, wie bei den Echiniden. Ein Ausführgang ist bis jetzt noch bei keiner Gruppe gefunden worden.

Von besonderem Interesse ist die Entstehung der Geschlechtsprodukte, welche aus Urkeimzellen, wie ich diese Zelle zu nennen vorschlug, entstehen. Sie liegen in der Rückenwand in einer ringförmig verlaufenden Genitalröhre, an welcher fünf Aussackungen entstehen, in die die Urkeimzellen einwandern. Diese Aussackungen bilden die erste Anlage der Geschlechtsschläuche. Aus den Urkeimzellen gehen durch Wachstum u. s. w. die Eizellen, durch Teilung u. s. w. die Spermazellen hervor, sowie das gesamte, die Hohlräume der Geschlechtsorgane später auskleidende Epithel.

An erwachsenen Tieren sind diese Genitalröhren atrophiert. Inwiefern bei allen Echinodermen eine gleiche Entstehung der Geschlechtsprodukte aus solchen Urkeimzellen stattfindet, zeige ich demnächst am anderen Ort. (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Band 46, Heft 1).

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeuten:

bg Bindesubstanz;
blf Blutflüssigkeit;
c Cuticula;
dr Drüsenzellen;
ep Körperepithel;
esz Sinneszellen;
gz Ganglienzellen;
em Längsmuskelfasern;
m, *mf* Muskelfasern;
mk Muskelkerne;
n, *nf* Nervenfasern;
pz Pigmentzellen;
rm Ringmuskelfasern;
ABR analer Blutlakunenring;
BL Blutlakunen;
BLR Blutlakunenring;
Dep Deckepithel;
Dr Drüse;
Drz Drüsenzellen;
DD Dünndarm;
GR Gehirnring;
Go Geschlechtsorgan;
Kst Kalkstab;
HN Hautnervenzüge;
L Ligament;
M, M^1 M^2 Aufhängebänder des Darmes;
ND Nebendarm;
N, N^1, N^2, *n* Nervenzüge;
RN radialer Nervenstamm;
St-K Steinkanal;
WGR Wassergefäßring;
RW, *WG* radiales Wassergefäß;
Sch^1, Sch^2, *Sch* Schizocoelräume.

Tafel VI.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Centrum des Körpers eines Echinus acutus (vom Durchmesser 1 cm). Der Schnitt führt links durch ein Ambulacrum, um den Verlauf eines ambulacralen (radialen) Nervenstammes *RN*, eines ambulacralen Wassergefäßes *RW* zu zeigen, welches vom Wassergefäßring *WGR*, welcher der Laterne aufliegt, entspringt und außen an letzterer herabläuft. Mit *GR* ist der Nervenring oder Gehirnring bezeichnet, welcher um den Schlund zieht und im Inneren der Laterne liegt. In der Leibeshöhle trifft man den Dünndarm mit dem Nebendarm durchquert. Mit *GO* ist die Geschlechtsorgan-Anlage bezeichnet.

Fig. 2. Vertikalschnitt durch die entkalkte Intergenitalplatte (Ocellarplatte) eines jungen Echinus acutus, um den Fühler zu zeigen, sowie die Endigungen eines ambulacralen Wassergefäßses *RW*. *Sch*[1] und *Sch*[2] der Schizocölkanal, in welchem der ambulacrale Nervenstamm liegt, gez. bei Zeiss D. oc. 3. Durchm. des Echinus acutus 0,7 mm.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Gehirnring eines Sphaerechinus granularis. *Dep* Deckepithel. *nf* die Nervenfasermasse mit den Ganglienzellen *gz*. Die Fortsätze der Deckepithelzellen durchziehen die Nervenfasern senkrecht. *hm* hyaline Membran. F. oc. 2.

Fig. 4. Innenansicht der Analregon eines Echinus microtuberculatus. *R* Rectum; *AG* Ausführgang der Geschlechtsorgane; *RN* ambulacrale Nervenstämme; *SchR* + *ABR* schizocöler Ringsinus (oder analer Perihämalraum) mit dem analen Blutlakunenring; *Amp* Ampullen; Lupenvergrößerung.

Fig. 5. Vertikalschnitt durch die Analgegend eines Echinus granularis, um den querdurchschnittenen analen Blutlakunenring *ABR* zu zeigen. Ergänzt man sich die Figur nach links hin, dann würde sich die rechte Hälfte wiederholt zeigen.

Fig. 6. Vertikalschnitt durch die Genitalplatte eines jungen Seeigels. (Sphaerechinus?) Von dem analen Blutlakunenring *ABR* gehen Lakunen ab in die Wandung des Ausführganges *Ov* des Geschlechtsorganes. *SchR* schizocöler Ringsinus, in dessen Wandung der Lakunenring verläuft.

Fig. 7. Vertikalschnitt durch eine Geschlechtsorgananlage von Sphaerechinus granularis. *K* Keimzellen. D. oc. 3.

Fig. 8. Gleicher Schnitt durch ein weiter vorgeschrittenes Stadium von Echinus acutus (Durchm. 0,7 mm). D. oc. 3.
Fig. 9. Längsschnitt durch einen Nervenast, welcher vom ambulacralen Hauptnervenstamm sich abzweigt und zur Haut zieht. F. oc. 3. Sphaerechin. granul.

Tafel VII.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine gemmiforme Pedizellarie von Sphaerechin. granular. *TH* Sinnesorgane, Tasthügel; *Dr* Drüsen in den Greifzangen; *rm* circuläre Muskelfaserschicht; *nf* Nervenzüge; *DB* basale Drüsen mit Öffnungen *O*; *Kst* Kalkstab. *M.flex.* Beugemuskeln; *M.add.* Greifmuskeln. D. oc. 1.
Fig. 2. Vertikalschnitt durch einen Tasthügel, ebendaher. F. oc. 3.
Fig. 3. Drüsenzellen aus der Wandung der Greifzangendrüsen. Sphaerechin. granul. Cons. Chrom-Osm.-Essigs. F. oc. 3.
Fig. 4. Querschnitt durch die Spitze einer gemmiformen Pedizellarie. *S* Drüsensekret. *K* Kalkspitze, oberhalb derselben mündet der Ausführgang der Drüse vgl. die nächste Figur D. oc. 2.
Fig. 5. Längsschnitt durch das Ende einer Greifzange (Pedic. gemmiform.), ebendaher. *K* Kalkspitze. *Dr* Drüsen-Ausführgang. *O* Mündung desselben. Sphaerechin. granul.
Fig. 6. Innenansicht einer Pedizellarie von der Mundfläche von Dorocidaris papillata, lebend. *Dr* Drüsenschläuche.
Fig. 7. Ende einer Pedizellarie mit der Mündung der Drüsenschläuche. *K* Kalkskelett, ebendaher.
Fig. 8. Seitenansicht derselben. *O* Mündung der Schläuche oberhalb des Kalkhakens. *flh* Flimmerhaare des Epithels, ebendaher.
Fig. 9. Innere Ansicht der drei auseinander geklappten Greifzangen einer Pedizellarie von einem jungen Echinus (wahrscheinlich Toxopneustes lividus); in jeder Greifzange zwei Drüsensäckchen. *W* lange Wimperhaare an den Enden der Zangen.
Fig. 10. Schnitt durch ein Drüsensäckchen. Hämatoxyl. cons. in Chrom-Osm.-Essigs. *a*, *b*, *c* verschiedene Drüsenzellen in verschied. Zuständen der Sekretabsonderung, ebendaher.
Fig. 11. Muskelfasern von Spatangus purp. aus einem Stachel. a) cons. 70 $^0/_0$ Alk. in Pikrokarmin untersucht, b) c) Zerzupfungspräparate.

Tafel VIII.

Fig. 1. Quergestreifte Muskelfasern von Echinus acutus, lebend. Zeiss Ölimm. $^1/_{12}$ oc. 3.
Fig. 2. Quergestreifte Muskelfasern von Centrostephanus longispinus frisch untersucht. F. oc. 2.
Fig. 3. Quergestr. Muskelfaser in Pikrokarmin untersucht. Centrostephanus longispinus. *S* Sarkolemm. $^1/_{12}$ Ölimm. oc. 3.
Fig. 4. Muskelfasern von Echinus acutus (zerzupft in Ranvier's Alkohol.) mit zerfaserten Enden. Zeiss Ölimm. oc. 3.
Fig. 5. Längsschnitt durch den Kopf und oberen Teil des Stieles einer tridactylen Pedizellarie. Centrosteph. longisp. *M.add.*

Greifmuskel; *M. extens.* Öffnungsmuskel; *M. flexores* Beugemuskel. *L* Ligament. D. oc. 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine tridactyle Pedizellarie von Centrostephanus longispinus. *N*, *N*[1] Nervenzüge; *SE* Sinnesepithel. A. oc. 3.

Fig. 7. Längsschnitt durch eine Pedizellarie von der Mundscheibe (u. d. Schale) von Echin. microtubercul. A. oc. 4.

Fig. 8. Teil eines Schnittes durch das Epithel der Innenseite einer Greifzange einer buccalen Pedizellarie von Sphaerech. granular., um die Endigung eines Nervenzuges am Epithel zu zeigen. D. oc. 3.

Fig. 9. Querschnitt durch eine gemmiforme Pedizellarie in der Höhe der drei Tasthügel *TH*, Strongylocentrotus lividus. *quN*, quer durchschnittener Nervenzug. D. oc. 3.

Fig. 10. Seitenansicht einer lebenden gemmiformen Pedizellarie von Strongylocentrotus lividus. *pz* Pigmentzellen; *Dr* Drüse der Greifzange.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch den Stiel einer gemmiformen Pedizellarie von Echin. acutus. *esz* Epithelsinneszellen; *N* durchquerter Nervenzug in der Bindesubstanz; in der Mitte das Ligament von longitudinalen Muskelfasern *lm* umgeben. F. oc. 1.

Fig. 12. Frei präparierter Ambulacral-Nervenstamm mit den seitlich abgehenden Nervenästen, welche zur Haut usw. ziehen. Die Deckepithelzellen sind teilweise abgepinselt. Starke Lupenvergrößerung. Sphaerechin. granular.

Tafel IX.

Fig. 1. Globifere von Centrostephanus longispinus, lebend. A. oc. 1.

Fig. 2. Pedizellarie mit Drüsensäckchen am Stiel. *pz* Pigmentzellen, lebend, ebendaher. A. oc. 1.

Fig. 3. Globifere mit langem Stiel, ebendaher.

Fig. 4. Pedizellarie mit Drüsensäckchen am Stiel, ebendaher. A. oc. 1.

Fig. 5. Globifere von Sphaerechinus granularis, lebend. Aus der Öffnung einer der drei Drüsenkugeln ist das Sekret hervorgetreten. A. oc. 1.

Fig. 6. Globifere frisch untersucht in Seewasser; durch Druck des Deckglases ist das Sekret aus einer der Drüsensäcke hervorgequollen. A. oc. 1.

Fig. 7. Gelbe Pigmentzelle von einer Globifere von Centrosteph. longispin. D. oc. 2.

Fig. 8. Rote und gelbe Pigmentzelle, ebendaher, contrahirt.

Fig. 9. Globifere von Sphaerech. granul. von oben gesehen. Drei Sekretpfropfen treten zu den Öffnungen hervor. Lupenvergr.

Fig. 10. Oberflächenansicht des Epithels einer Globifere von Centrosteph. longispin. F. oc. 2.

Fig. 11. Flächenansicht des Stieles einer Globifere von Sphaerechin. granularis. *kk* sichelförmige Kalkkörper. *pz* Pigmentzellen. D. oc. 2.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Drüsensäcke einer Globifere von Centrosteph. longispin. *Drz* Drüsenzellen. 2 Drüsensäcke sind durchschnitten. A. oc. 4.
Fig. 13. Innenzellen eines Drüsensackes, ebendaher. D. oc. 3.
Fig. 14. Isolierte Zellen, ebendaher. D. oc. 3.
Fig. 15. Schnitt durch die Wandung einer Globiferendrüse von Centrostephan. longispin. F. oc. 3.
Fig. 16. Sekrettropfen aus der Drüse von Sphaerech. gran. F. oc. 3.
Fig. 17. Schnitt durch die Wandung einer Globifere mit der Sekretmasse. Sphaerech. gran. F. oc. 3.
Fig. 18. Verkleinerter Teil eines Drüsenballens, ebendaher. D. oc. 3.

Tafel X.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Greifzange einer gemmiformen Pedizellarie von Echinus acutus. *TH*, *TH*[1] die beiden Tasthügel. *Sg* Sinnesorgan; *N*, *n*, Nervenzüge. A. oc. 3.
Fig. 2. Teil eines Nervenzuges, ebendaher. Gabelungsstelle (siehe Text). *gz* Ganglienzellen, *bgz* bipolare, *mgz* multipolare Ganglienzellen. Zeiss, $^1/_{12}$ Ölimm. oc. 3.
Fig. 3. Zellen aus einem Drüsensacke der gemmif. Pedizellarie, Echin. acutus. $^1/_{12}$ Ölimm. oc. 3.
Fig. 4. Längsschnitt durch einen basalen Tasthügel mit den hinzutretenden Nervenzügen, ebendaher. D. oc. 2.
Fig. 5. Epithel von der Innenseite der Greifzange einer gemmif. Pedizellarie von Echin. acutus. Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain. Ölimm. $^1/_{12}$ oc. 3.
Fig. 6. Endigung eines Nerven im Epithel einer Pedizellarie von Echinus acutus in *Sg in* Figur 1.
Fig. 7. Muskelfasern vom Interpyramidalmuskel eines Sphaerech. granularis. D. oc. 2.
Fig. 8. Stärker vergrößert dieselben glatten Muskelfasern. F. oc. 3.
Fig. 9. Querschnitt von fünf solchen glatten Muskelbändern.
Fig. 10. In Flemming's Lösung isolierte glatte Muskelfasern von Dorocidaris papillata. F. oc. 3.
Fig. 11. Bindegewebe aus einer Pedizellarie von Sphaerech. granul. F. oc. 3.
Fig. 12. Epithel eines Stachels, ebendaher, lebend.

Tafel XI.

Fig. 1. Ganglienzellen mit feinsten Ausläufern zwischen Muskelfasern gelagert, von einem vertkialen Tangentialschnitt durch die Basis eines Stachels (Gelenkteil). Strongylocentrotus lividus Durchm. 0,8 mm. F. oc. 2.
Fig. 2. Längsschnitt durch den basalen Teil eines Stachels sowie durch die benachbarte Körperwand. *lm* Längsmuskeln von der cirkulären Muskelschicht der Gelenkfläche. *bg* die darunter liegende aus Fasern bestehende Gelenkhaut. *Kst* Kalkskelett des Stachels. Mit *HN* ist der Nervenzug bezeichnet, welcher

vom Ambulacral-Nervenstamm kommt und teilweise zum Füßchen zieht. *FH* der zu einem Füßchen ziehende Zweig, *N* der sich von diesem trennende Hautnerv, welcher Nervenfasern abgiebt, welche zum Stachel ziehen, und den basalen Ringnerven bildet *quN*. Strongylocentrot. livid. Durchm. 0,8 mm; entkalktes Präparat.

Fig. 3. Querschnitt durch die Basis eines Stachels in der Höhe des Ringnerven. Dieser ist in seiner ungefähren Mitte durchschnitten; *nf* seine Nervenfasern. *qulm* durchquerte Muskelschicht, entkalktes Präparat.

Fig. 4. Stachel von Dorocidaris papillata. Lupenvergrößerung. *dr* die Drüsenzellen.

Fig. 5. Lebendes Epithel von Dorocid. pap., ebendaher, die großen schlauchförmigen Drüsen zu erkennen. D. oc. 4.

Fig. 6. Isolierte Drüsenzelle mit Wimperbüschel, isoliert in Drittelalkohol, untersucht in Glycerin. F. oc. 3.

Fig. 7. Epithelzellen (Sinneszellen ?), wie sie zwischen den Drüsenzellen vorkommen, ebendaher. Drittelalk. wie vorher. F. oc. 3.

Fig. 8. Von einem Längsschnitt durch die Basis eines Drüsenstachels von Dorocid. papill. Die fadenförmigen Zellen zwischen den Drüsenzellen. *N* Hautnervenzug. D. oc. 3.

Fig. 9. Retikuläre Bindesubstanz aus der Körperwand eines Strongylocentrotus. D. oc. 3.

Fig. 10. Muskelfaser *mf* und Bindesubstanzfasern *bgf* aus der Gelenkhülle eines Stachels (in Fig. 2 mit *bg* bezeichnet). *bgz* sternförmige Bindesubstanzzellen der Körperwand in Verbindung mit letzteren. Das Kalkskelett ist entfernt. Die sternf. Zellen liegen in Höhlen und Löchern desselben. F. oc. 2.

Fig. 11. Vertikalschnitt durch die Rückenwand eines Echinocardium mediterraneum. (Saumlinie.) *N* Hautnervenzug. *K* Stacheln. *nf* durchquerte Nervenfasern. D. oc. 3.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Wandung einer Ambulacralkieme. *kz* die Körnerzellen. Echinus acutus. D. oc. 3.

Fig. 13. Ein Stück der Wandung derselben vom Ende einer Kieme, ebendaher.

Fig. 14. Eine Körnerzelle, ebendaher. F. oc. 3.

Fig. 15. Bindesubstanz von Centrosteph. longispin. aus einem der fünf Schlundbänder. D. oc. 3.

Fig. 16. Schnitt durch ein Ovarium eines jungen 2 cm großen Toxopneustes. *O* Eizelle.

Fig. 17. Aus einer in der Entwicklung begriffenen Pedizellarie der Musc. adductor. Sphaerech. granular. vom Durchm. 1 cm.

Fig. 18. Zellen aus dem Wassergefäßsystem eines Centrosteph. longisp. (Saugfüßchen-Inhalt.) Flemm. Gem. $^1/_{12}$ Ölimm.

Tafel XII.

Fig. 1. Querschnitt durch den Nebendarm *ND*, den Dünndarm *DD* und die ventrale Blutlakune *VBL*; *M* Mesenterium, *blf* Blutflüssigkeit. Sphaerech. gr. D. oc. 2.

Fig. 2. Längsschnitt durch Magen *MD* und Schlund *Sch*, sowie die ventrale Blutlakune *VBL* und dorsale Blutlakune *DBL*. Beide sind prall angefüllt mit Blutflüssigkeit. *quBLR* und *quRK* der quer durchschnittene Blutlakunen- und Wassergefäß-Ringkanal, beide dem Kauapparat (dieser ist nicht mit gezeichnet) aufliegend. *St-K* Steinkanal. *L* das Respirationsorgan, der zu diesem führende und vom Blutlakunenring sich abzweigende Kanal ist mit *K* bezeichnet. Sphaerechinus granularis. A. oc. 3.

Fig. 3. Ansicht der Laterne von oben, sowie des Magendarmes *MD*, des Steinkanales *St-K*, der dorsalen Blutlakune *DBL*, der ventralen *VBL* und des Dünn- und Nebendarmes *ND*; *L* die Respirationsorgane in Zusammenhang mit dem Blut- und Wasserringgefäßen. Sphaerech. granular. Lupenvergrößerung.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein Respirationsorgan. (*L* in Figur 2.) *Bl* Blutlakunen in der oberen Wandung. *WG* Hohlraum mit dem Lumen des Wassergefäßringes in Verbindung. Sphaerech. granul. D. oc. 2.

Fig. 5. Schnitt durch Dünndarm und Nebendarm eines jungen Echinus melo (Durchm. 8 mm). *BL* die ventrale Darmlakune.

Fig. 6. Querschnitt durch den Schlundanfang von Centrostephanus longispinus. *nf* ein Nervenzug im Darmepithel verlaufend; *dr* die schlauchförmigen Drüsenzellen. D. oc. 2.

Fig. 7. Querschnitt durch den Magen von Sphaerechin. granularis. *quN* quer getroffene Nervenzüge im Darmepithel. D. oc. 3.

Fig. 8. Isolierte Epithelzellen aus dem Dünndarm von Sphaerech. granular. F. oc. 3.

Fig. 9. Dünndarmepithel aus einem mit Speiseresten gefüllten Darm eines jungen Strongylocentrotus lividus. (?)

Fig. 10. Querschnitt durch Steinkanal und dorsale Blutlakune vor der Einmündung beider in die Ringgefäße auf dem Kauapparat. A. oc. 2.

Fig. 11. Schlundepithel von Arbacia pustulosa mit den Nervenfaserzügen *nf*.

Tafel XIII.

Fig. 1. Schnitt durch das drüsige Organ von Sphaerechin. granular. *BL* die peripher liegenden Blutlakunen. *ps* Pigmentanhäufungen und Zellen. F. oc. 2.

Fig. 2. Dasselbe Organ von Arbacia pustulosa. F. oc. 2.

Fig. 3. Querschnitt durch dasselbe Organ von Arbac. pustulosa, schwache Vergrößerung. *St-K* Steinkanal.

Fig. 4. Ventrale Darmblutlakune, quer durchschnitten. Sphaerech. gran. D. oc. 2.

Fig. 5. Von einem Querschnitt durch den Magen von Centrosteph. longispin. *dr* Drüsenzellen. D. oc. 3.

Fig. 6. Magenepithel von Sphaerech. granul. Querschnitt. *quN* durchquerte Nervenzüge. *pg* Pigment. D. oc. 3.

Fig. 7. Zellen aus dem Schlundwulst von Centrosteph. longisp. Drittelalkohol. F. oc. 2.

Tafel XIV.

Fig. 1. Vertikalschnitt durch ein Ambulacrum von Sphaerech. granul. *RN* quer durchschnitt. Ambulacral-Nervenstamm. *N* Nervenast, welcher zur Haut geht und weiter als Füßchennervenzug *FN* und peripherer Hautnerv *sHN* bezeichnet wird. *ep* Hautepithel. *F* Füßchenbasis. *Amp* Ampulle, *a* Kanal, welcher zum durchquerten Ambulacral-Wassergefäß zieht. *Sch*[1] und *Sch*[2] Schizocölraum. Sphaerech. granul.

Fig. 2. Querschnitt durch *a—b* in Figur 1.

Fig. 3. Schnitt durch eine Ampulle eines jungen Sph. granul.

Fig. 4. Glatte Muskelfasern aus der Wandung derselben, ebendaher. F. oc. 2.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Mundfüßchen von Sphaerech. gran. (sehr junges Tier). *rf* innerste Bindesubstanzlamelle aus ringf. verlauf. Fasern bestehend.

Fig. 6. Innerste Bindesubstanzlamelle, ebendaher. Isoliert in Drittelalkohol, gef. mit Pikrokarm. F. oc. 2.

Fig. 7. Tastfüßchen von Centrosteph. long. *kk* Kalkstücke. *ps* Pigmentzellen.

Fig. 8. Die Kalkkörper stärker vergröß., ebendaher.

Fig. 9. Oberfl. eines Mundfüßch. lebend. Centrosteph. longisp. D. oc. 3.

Fig. 10. Oberfl. des Saugfüßchens von der gleichen Art. D. oc. 3.

Fig. 11. Tastfüßchen-Basis von der gleichen Art. F. oc. 3.

Fig. 12. Sinneshügel eines Tastfüßchens von Centrosteph. longisp., vergl. Figur 7. *Np*.

Fig. 13. Verfilzte Bindesubstanzfasern aus einem Saugfüßchen von Arbacia pustulosa.

Tafel XV.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein Saugfüßchen von Echinus acutus. *NP* Nervenpolster. *Kpl* Kalkrosette. A. oc. 3.

Fig. 2. Die linke Seite der Saugplatte stärker vergrößert. Echinus acutus, Saugfüßchen. Pikrokarmin.

Fig. 3. Tangentialschnitt durch ein Saugfüßchen von Arb. pustul.

Fig. 4. Längsschn. durch das Ende eines Saugfüßchens von Arbacia pustulosa. *M* = Membran mit den ringf. Fasern.

Fig. 5. Taugentialschnitt eines Saugfüßchens von Echinus acutus, junges Tier.

Fig. 6. Epithel vom Saugfüßch. Strongyl. livid. F. oc. 3.

Fig. 7. Ebendaher. F. oc. 3.

Fig. 8. Ebendaher. F. oc. 3.

Fig. 9. Epithelzellen (Stützzellen) von einem Ambulacralfüßchen. Sphaerech. gran. Drittelalkohol. F. oc. 3.

Fig. 10. Epithelstützzellen und Sinneszellen von einem Saugfüßchen von Echinus acutus.

Tafel XVI.

Fig. 1. Vertikalschnitt durch die Madreporenplatte und den Anfangsteil des Steinkanales von einem jungen Echinus melo (Durchm. 1 cm). *Sch* Schizocöl-Ringsinus. *R* Ende der Drüse. D. oc. 3.

Fig. 2. Querschnitt durch den Steinkanal von Sphaerechinus granularis. *ep*[1] das Innenepithel; *ep*[2] die kubischen Zellen derselben; D. oc. 3.

Fig. 3. Vertikalschnitt durch die Aftergegend eines Sphaerech. granul. schematisch. Es sind auf dem Schnitt getroffen die Madreporenplatte mit dem Steinkanal, der After mit dem Rectum und der anale Blutlakunenring, welcher in der Wandung des analen Ringsinus gelegen ist und zweimal *ABR*, *ABR* durchquert ist. *Dr* die Drüse, zu welcher Lakunen vom Blutlakunenring ziehen.

Fig. 4. Ansicht eines pinselförmigen Füßchens aus der Umgebung des Mundes von einem jungen Spatang. purpur. Lupenvergrößerung.

Fig. 5. Vertikalschnitt durch ein solches pinself. Füßchen. *m* ringförmige Muskelfasern in der Platte; *N* der Nervenast; *Sch* Scheidewände im Hohlraum des Köpfchens.

Fig. 6. Kalkstab aus einem Endfühler des in Figur 8 abgebildeten Füßchens aus dem unpaaren Interradius von Spatang. purp. F. oc. 2.

Fig. 7. Längsschnitt durch das Ende eines Fühlers vom pinself. Füßchen, ebendaher. F. oc. 2. *esz* Epithelsinneszellen; *pz* Pigmentzellen; *h* starre Fortsätze einzelner Sinneszellen; *N* Ausbreitung des Nervenzuges; *bg* Bindesubstanz mit dem Kalkstab, ebendaher.

Fig. 8. Aus Figur 5 ein Teil des Köpfchens stärker vergrößert. *rm* die konzentrisch angeordneten ringf. Muskelfasern. *nf* Nervenfaserzug.

Fig. 9. Tastfüßchen aus dem unpaaren Interradius, ebendaher. Lupenvergrößerung.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Stachel von der Umgebung des Mundes, Centrosteph. longisp. In 8 Längslinien sind die wimpernden Epithelzellen angeordnet. In der Tiefe derselben liegen Nervenfasern, bis zur Spitze des Stachels verlaufend. D. oc. 3.

Fig. 11. Dünndarm und Ursprung des Nebendarmes *ND*, von Echinocardium mediterraneum.

Fig. 12. Von einem Querschnitt durch den Dünndarm (zwischen Ursprung und Ende des Nebendarmes) von Bryssus unicolor. In der Bindesubstanzschicht Ablagerungen von Pigmentkörnern und geronnene Blutflüssigkeit. *S* Saum, Fußstücke der abgerissenen Wimpern der Innenepithelzellen.

Tafel XVII.

Fig. 1. Innenansicht der Oberlippe mit dem Schlunde. Mit *WGR* ist der Wassergefäß-Ringkanal, mit *Sch* + *GR* der Nervenring, welcher im Blutlakunenring liegt, bezeichnet. *BL* die ventrale Darmlakune; *WG* das dieselbe begleitende Wassergefäß (beide Gebilde wurden von Koehler als „Steinkanal" beschrieben); *BL'* dorsale Darmlakune (Hoffmanns' *wg*. Verbindungskanal); Spatangus purpureus, natürliche Größe.

Fig. 2. Ober- und Unterlippe von außen gesehen, ebendaher, natürliche Größe, *a—b* deuten die Richtung an, in welcher der in Figur 3 abgebildete Schnitt geführt worden ist. Spatang. purpureus.

Fig. 3. Vertikalschnitt durch Ober- und Unterlippe. Der Blutlakunenring *BLR* ist zweimal quer durchschnitten; ebenso der Ringkanal *WGR*; der Anfangsteil des Schlundes ist mitgezeichnet, *Sph* Sphinkter, welcher die Mundöffnung verschließen kann.

Fig. 4. (I.) Querschnitt durch den Steinkanal *St-K* und den Endteil der Drüse *R*.

Fig. 5. (II.) Querschnitt durch den Steinkanal weiter entfernt von der Madreporenplatte. Die Drüse ist mit ihren gelben Pigmenten zu erkennen.

Fig. 6. (III.) Der Endteil der Drüse *R* geht in diese über. Der Steinkanal mündet in das Gefäßgeflecht ein, *St-K Mdg*. *GG* Gefäßgeflecht.

Fig. 7. (IV.) Teil der Drüse und des Gefäßgeflechtes, *GG* stark vergrößert wiedergegeben. I—IV von Spat. purp.

Fig. 8. Querschnitt durch das Gefäßgeflecht (aus der Gegend des Nebendarmes). *BL* ursprüngliche Blutlakune (ventrale) noch deutlich kenntlich. *KK*[1] Kanäle zum Wassergefäß gehörend. Vergl. Text. Spat. purp.

Fig. 9. Querschnitt durch Darm-Blutlakune *BL* und Darm-Wassergefäß *WG* des Schlundes. *C* abgehobene Cuticula. *Nqu* quer durchschnittene Nervenzüge in der Bindesubstanzschicht verlaufend. Spat. purp.

Fig. 10. Längsschnitt aus dem Diverticulum von Bryssus unicolor. *dr* kolbenförmige Drüsenzellen. *blz* Blutzellen in der Blutflüssigkeit *blf*. *bg* Bindesubstanzschicht des Darmes; *rm* Ringsmuskeln.

Fig. 11. Der Dünndarm geöffnet, um die Klappe (Fig. 12) zu zeigen. Bryssus unicolor.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Sphäridie aus der Umgebung des Mundes von Spatang. purpur. *K* das ovale Kalkgebilde; *bg* Reste der Bindesubstanz, Fasern und Zellen, welche eine Art Gerüstwerk in dem Kalkkern bildete; *ep* Epithelschicht; *M* Längsmuskeln; *Rw* Ringwulst mit dem basalen Nervenring.

Fig. 2. Der Ringwulst mit dem Nervenring stärker vergrößert, ebendaher.

Fig. 3. Innenansicht des Scheitelpoles *St-K*+*R* Steinkanal und Endteil der Drüse *Dr*. N^1—N^5 die fünf Ambulacral-Nervenstämme; G^1—G^4 die vier Ausführgänge der Geschlechtsorgane. In der Mitte der pentagonale Schizocöl-Sinus. Nat. Größe. Echinocardium mediterraneum.

Fig. 4. Querschnitt durch den Schlund von Bryssus unicolor. *Pk* Pigmentanhäufungen. *Nqu* durchquerte Nervenzüge. D. oc. 4.

Fig. 5. Epithel im lebenden Zustand von einem analen rotierenden Stachel, Centrosteph. longispin. F. oc. 2.

Fig. 6. Längsschnitt durch einen solchen Stachel. *NR* durchquerter basaler Nervenring, ebendaher.

Fig. 7. Vertikalschnitt durch die Madreporenplatte und die Geschlechtspapille eines Echinocardium mediterraneum. *nf* die Hautnerven; *R* Endteil der Drüse; *blf* Blutflüssigkeit in der Wandung des pentagonalen Schizocöl-Sinus. A. oc. 4.

Fig. 8. Einer der folgenden Schnitte, der parallel zur Oberfläche der Haut verlaufende Steinkanal *St-K*; *R* der Endteil der Drüse im Zusammenhang mit den Blutlakunen der Wandung *H* des pentagonalen Schizocöl-Sinus

Fig. 9. Querschnitt durch die Drüse, das Gefäßgeflecht *GG* und den in dasselbe einmündenden Steinkanal von Bryssus unicolor.

Fig. 10. Ein Teil des vorigen Bildes stärker vergrößert, um das Epithel im Gefäßgeflecht zu zeigen. *L* Hohlraum desselben, *P* Pigmenthaufen.

Fig. 11. Von einem Längsschnitt parallel zu einem Interpyramidalmuskel durch die entkalkte Laterne von Sphaerech. granular. Rechts und links je ein Zahn. *Sch* der Schizocölraum, welcher den radialen Nervenstamm auf einer Fläche umgiebt.

Fig. 12. Bindesubstanz, entkalkt, von Spat. purp., um die zwischen je 2 Kalkplatten ausgespannten fasrigen Bündel zu zeigen.

Fig. 13. Längsschnitt durch den Nebendarm von Bryssus unicolor.

Inhalt.

Specieller Teil.

I. Abschnitt.

Die regulären Seeigel.

Kapitel 1.

Die äufseren Anhänge der Körperwand.

Seite

Kapitel 2.

Das Nervensystem.

Kapitel 3.

Das Wassergefässsystem.

Kapitel 4.

Die Bluträume.

Kapitel 5.

Das drüsige Organ (sog. Herz).

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Anatomie und Histologie des Nervensystemes der Myzostomen.

Von

Fridtjof Nansen,

Kustos des Museums zu Bergen.

Mit Tafel XIX.

In folgenden Zeilen werde ich versuchen, eine kurze, zusammenfassende Darstellung der Resultate zu geben, zu welchen ich in meiner Arbeit über den Bau der Myzostomen[1]) bezüglich der Anatomie und Histologie des Nervensystemes derselben gelangt bin. Ungefähr zu gleicher Zeit mit meinen Untersuchungen erschien eine Arbeit von Dr. Franz von WAGNER in Graz, betitelt: „Das Nervensystem von Myzostoma (F. S. LEUKART).“ — Wenn die Resultate dieses Forschers, — auf dessen Arbeit ich im Laufe dieser Abhandlung mehrmals zurückkommen werde, — von den meinigen in mehrfacher Beziehung abweichen, so glaube ich diese Differenzen zum größten Teil einem ungünstigeren Material und unvorteilhafteren Untersuchungsmethoden zuschreiben zu müssen. Während dem österreichischen Forscher nur die zwei verhältnismäßig kleinen Arten: Myzostoma cirriferum und glabrum zu Gebote standen, war ich in der glücklichen Lage, meine Untersuchungen zum Teil an mehreren größeren Arten ausführen zu können. Allerdings konnte WAGNER für seine Studien frisches Material verwenden, während die mir zur Verfügung stehenden Tiere der

1) Fridtjof Nansen: „Bidrag til Myzostomernes Anatomi og Histologi.“ Mit einem englischen Resumé. Herausgegeben von Bergens Museum, Norwegen, 1885.

Mehrzahl nach auf der norwegischen „Nordhavsexpedition“ gesammelt und in gewöhnlichem Alkohol konserviert waren, jedoch in so vortrefflicher Weise, daß ihr Erhaltungszustand selbst für feinere histologische Untersuchungen nicht viel zu wünschen übrig ließ. —

Folgende Arten hatte ich Gelegenheit, in das Bereich meiner Untersuchungen zu ziehen:

Myzostoma gigas, LÜTKEN,[1]) einige Exemplare auf Antedon Eschrichtii, MÜLL. (von der „Norske Nordhavsexpedetion von JAN-MAYEN“, mitgebracht).

M. giganteum, NANSEN,[2]) nur wenige Exemplare auf Antedon prolixa, DUNC. und SLAD.[3]), (von der Norske Nordhavs-expedition“ in der Nähe von Spitzbergen gesammelt).

M. Graffi, NANSEN,[4]) mehrere Exemplare auf Ant. prolixa, D. und SL.

M. Carpenteri, GRAFF, nur ein Paar nicht gut konservirter Exemplare auf Ant. dentata, Say (Ant. Sarsii, Düb. und Kor.).

M. cirriferum, LEUCKART. Von dieser Art standen mir viele Exemplare, alle von Ant. petasus, Düb. und Kor., her-stammend, zur Verfügung. Zum Teil konnte ich sie frisch in der Nähe von Bergen dredschen, zum Teil erhielt ich sie durch die Güte des Herrn Ingenieurs BRUUN-HANSEN aus Romsdalen, welcher sie mit einem Telegraphenkabel bei Veblungsmes heraufgeholt hatte.

---

1) Von L. von Graff beschrieben: „Report on the Myzostomida etc.“ Zool. Chall.-Exped. Part. XXVII; pag. 34. — 1884.

2) Von mir l. c. pag. 5 und 69 beschrieben.

3) Auf die Autorität Dr. KORENS' hier, welcher die Comateln der Expedition früher einer Prüfung unterzogen hatte, habe ich diese Art, ohne sie näher zu untersuchen, in meiner Arbeit unter dem Namen Ant. celtica, Marenzeller (jetzt Ant. quadrata, P. H. Carpenter) angeführt. Später hat Dr. P. H. CARPENTER, welchem ich einige Exemplare zusandte, die Güte gehabt, mir mitzuteilen, daß dieselben der von DUNCAN und SLADEN in „A Memoir on the Echinodermata of the Arctic sea to the West of Greenland“ (London 1881) beschriebenen Art Ant. prolixa, Dunc. und Slad., beizufügen sind. Dieselben wurden von der Norwegischen Nordpolexpedition in ziemlich großer Zahl nahe bei Spitzbergen (Stat. 343., 76° 34′ n. Br., 12° 51′ ö. L) in einer Tiefe von 743 (engl.) Faden (1359 mtr.) bei einer Temperatur von — 1,[2] Celsius gefunden. —

4) l. c. pag. 6 und 69 beschrieben.

— Von M. glabrum endlich standen mir einige kleinere Exemplare zu Gebote, welche mir Prof. L. v. GRAFF gütigst überlassen hatte, welche jedoch für histologische Untersuchungen weniger geeignet waren. — Zum Schluß will ich nicht unterlassen zu bemerken, daß ich letztes Frühjahr gelegentlich meines Aufenthaltes in Neapel, wo mir Prof. Dr. A. DOHRN mit großer Liberalität einen Arbeitstisch in der zoologischen Station zur Verfügung stellte, neues Material von M. cirriferum, M. glabrum, sowie eine neue, enzystierte Art, alle auf Ant. rosaceus lebend, einsammeln konnte. Leider war seither meine Zeit durch andere Untersuchungen sehr stark in Anspruch genommen, so daß ich noch nicht in der Lage gewesen bin, dieses Material mehr als flüchtig zu examinieren. —

Methoden der Untersuchung.

Was die Behandlung und Färbung des älteren Spiritusmaterials anlangt, so waren es namentlich zwei Methoden, welche mir ausgezeichnete Resultate lieferten, und welche ich daher für derartige Objekte nur empfehlen kann. — Die eine Methode besteht in der aufeinander folgenden Anwendung von Osmiumsäure und Hämatoxylin. [1])

Die Spiritusexemplare wurden ausgewaschen, dann in einprozentige Osmiumsäure gelegt und darin bis zu sechs, ja mitunter bis zu zwölf Stunden gelassen. Nachdem sie in fließendem Wasser gut ausgewaschen worden waren, wurden sie gewöhnlich in Heidelberger Hämatoxylinlösung gefärbt. In dieser Lösung können die Objekte drei bis vier Stunden, — wenn die Lösung stark verdünnt war, auch länger, — verweilen, da die Behandlung mit Osmiumsäure die Durchtränkung mit dem Farbstoff etwas erschwert. Das Auswaschen geschah in verdünnter Alaunlösung. Danach wurden die Objekte in gewöhnlicher Weise weiter behandelt, in Paraffin eingebettet und in Serien von Horizontal-, Longitudinal-, oder Transversalschnitten zerlegt. Diese Schnitte wurden entweder direkt in Kanadabalsam eingeschlossen, oder vor-

1) Die erste Anweisung, älteres Spiritusmaterial mit Osmiumsäure zu behandeln, verdanke ich Dr. Fr. BLOCHMANN aus Heidelberg. Zuerst angewandt wurde diese Methode von Dr. HILGER aus Heidelberg, sowohl für Spiritusmaterial, wie auch für Material, welches mit Sublimat behandelt worden war.

her noch mit Terpentin behandelt, welchem einige Tropfen einer Lösung von Eosin oder Pikrinsäure in absolutem Alkohol zugesetzt wurden.[1]) — Diese Methode bietet bei Untersuchungen des Nervensystems, der Epithelien u. s. w. große Vorzüge; auch kann statt der Färbung durch Hämatoxylin eine solche mittels Boraxkarmin angewandt werden.[2])

Die zweite Methode, welche auch recht befriedigende Resultate lieferte, bestand darin, die Spiritusexemplare in toto zu durchfärben, die überflüssige Farbe mit Säure-Alkohol zu extrahieren und in Paraffin einzubetten. Die Schnittserien wurden dann mit Pikrinsäure, in Terpentin-Alkohol gelöst, wie oben nachbehandelt. Durch dieses Verfahren erhält man eine sehr schöne und distinkte Doppelfärbung. Namentlich wird die Muskulatur stark gelb gefärbt, so daß selbst die feinsten Muskeln sichtbar sind; auch die Struktur des Nervensystemes tritt sehr schön hervor. —

Das frische Material wurde hauptsächlich zu Mazerationspräparaten benutzt. Besonders war es die HERTWIG'sche Methode (Osmium-Essigsäure in Seewasser), welche gute Resultate lieferte. Außerdem kamen auch MÜLLER'sche Flüssigkeit, sowie schwache Chromsäure-Lösung als Mazerationsmittel in Anwendung. Der Rest des frischen Materials wurde zu Schnittpräparaten verarbeitet, und zwar wurde derselbe auf die verschiedenste Weise behandelt. Goldchlorit, Silbernitrat, Pikrinschwefelsäure, Sublimat, Osmiumsäure, Chrom-Osmium-Essigsäure, sowie eine Kombination von Sublimat und Osmiumsäure — namentlich die vier letzteren mit gutem Erfolg — gelangten zur Anwendung. —

Das Nervensystem der Myzostomen.

Das Nervensystem der Myzostomen stimmt in den Hauptpunkten mit dem für Anneliden und Arthropoden gewöhnlich als

---

1) Mein Freund Dr. W. KÜKENTHAL in Jena, welchem ich diese Methode mitteilte, hat dieselbe mit Glück auch für andere Farbstoffe zur Anwendung gebracht (Siehe „Sitzungsber. Jen. Gesellsch. f. Med. und Naturw. 1885." und „Zoolog. Anzeiger", 1886. No 213, pag. 23.); — ich selber habe in der angegebenen Weise auch Nachfärbungen mit Säurefuchsin, Methylblau, Nigrosin u. a. mit Erfolg ausgeführt. —

2) Auch bei anderen Tieren (Coelenteraten, Ascidien etc.) habe ich diese Methode mit Erfolg versucht, ebenso hat James GRIEG, Kustos an Bergens Museum, dieselbe mit Glück bei Coelenteraten (Actinien, Pennatuliden) angewendet. — Nur ist bei dem Gebrauch von Hämatoxylin darauf zu achten, daß die Lösung keine zu konzentrierte sei. —

typisch angenommenen überein. Im großen und ganzen erscheint es hoch entwickelt und stark differenziert. Die zentralen Teile sind ziemlich weit in die Tiefe des Körpers verlegt; der Bauchstrang zeigt sich bei mehreren Arten durch eine dicke Muskelschicht vom Ektoderm getrennt, ebenso das Gehirn, welches aber auf einer verhältnismäßig niedrigen Stufe stehen geblieben zu sein scheint.

Das Zentralnervensystem der Myzostomen besteht aus zwei Teilen: einem Schlundring, mit welchem Ganglien oder Ganglienzellenmassen (Gehirn) verbunden sind, und einem verkürzten Bauchstrang, zwar ohne deutliche Bauchganglien, aber doch mit Spuren einer Segmentierung. In Verbindung mit dem Schlundring befindet sich im Rüssel der Myzostomen ein eigentümlich ausgebildeter Nervenkomplex, welchen ich als „Rüsselnervensystem" bezeichnet habe. —

Der Schlundring.

L. v. Graff beobachtete einen Schlundring ohne Ganglien, gebildet von dem ersten Paare der fünf großen peripherischen Nervenstämme des Bauchstranges, doch scheint dieser Beobachtung, welche nur einmal gemacht wurde, eine teilweise Täuschung zu Grunde zu liegen, vielleicht veranlaßt durch eine Zufälligkeit in seinem Präparat. Daß ein Irrtum hier möglich war, ist leicht verständlich, wenn man die geringe Größe der Tiere und die unzureichenden Hilfsmittel bedenkt, welche v. Graff zu Gebote standen. — Daß aber Beard in seinen zahlreichen Schnittserien keine Spur von einem Schlundring aufgefunden hat und darauf gestützt die Beobachtung v. Graff's gänzlich bestreitet, ist um so schwerer verständlich, als die zwei Arten (M. glabrum und cirriferum), welche er einer Untersuchung unterzogen hat, gerade bezüglich der Ausbildung des Schlundrings besonders bevorzugt zu sein scheinen. Der letzte Beobachter auf diesem Gebiet, v. Wagner, ist zwar nach einer Richtung hin glücklicher gewesen, denn er hat sowohl auf Schnitten als auch an günstigen Quetschpräparaten einen Schlundring beobachtet; allein dadurch, daß er denselben mit dem Teil des Rüsselnervensystemes, welchen er zu sehen Gelegenheit hatte, in eine enge Verbindung brachte, sowie dadurch, daß er auf den Ursprung des Schlundringes aus dem wichtigsten Aste des vordersten Hauptnervenpaares schließt, ist er zu einer etwas falschen Darstellung gekommen.

Die Schlundkommissuren, welche den Schlundring bilden, stehen

mit dem anderen Ende des Bauchstranges in Verbindung und nehmen ihren Ursprung zwischen den zwei ersten peripheren Nerven, dieselben sind also durch dieses kleine Nervenpaar noch von dem vordersten Hauptnervenpaar getrennt (Fig. 1). — Im unteren Teile ihres Verlaufes sind die Schlundkommissuren ziemlich dünn und nicht mit Ganglienzellen in Verbindung, außerdem hat dieser Teil eine beträchtliche Länge, ein Umstand, welcher sich wahrscheinlich auf die starke Beweglichkeit des Rüssels und des damit enger verbundenen oberen Teiles des Schlundrings gründet. Dieses Verhalten ist an Schnittserien etwas schwer zu erkennen, wenn der Rüssel eingezogen ist, und damit der untere Teil der Schlundkommissuren ziemlich gewunden verläuft. In ihren oberen seitlichen Teilen erscheinen die Schlundkommissuren etwas umfangreicher, und es sind auch hier innerhalb der Scheiden kleine Anschwellungen von einigen Ganglienzellen wahrzunehmen (Fig. 3 u. 4). — Der rein dorsale Teil des Schlundrings ist namentlich median ziemlich dünn, gewöhnlich bandförmig, und läßt innerhalb der Scheide keine Ganglienzellen erkennen.

Die Schlundkommissuren umfassen den Bulbus musculosus des Rüssels in seinem unteren Teile, — also nicht wie von Wagner sagt: vor dem Bulbus,[1]) — und sind mit einer doppelten Neurilemmascheide versehen. — Innerhalb dieser Scheide liegen, wie schon gesagt wurde, nur wenige Ganglienzellen in zwar kleinen seitlichen Anschwellungen, außerhalb derselben dagegen in dem den Schlundring umgebenden Bindegewebe finden sich gewöhnlich ziemlich zahlreiche Ganglienzellen, welche zu verschiedenen Gruppen vereinigt sind (Fig. 1 u. 2). — Wir haben also hier das merkwürdige Verhalten zu konstatieren, daß innerhalb der Scheide des Schlundringes nur einige wenige Ganglienzellen belegen sind, während der unverhältnismäßig größte Teil derselben in dem umgebenden Bindegewebe eingelagert erscheint, ohne von einer allgemeinen Neurilemmascheide umgeben zu sein. Diese letztgenannten Ganglienzellen liegen gewöhnlich sowohl vor als auch hinter dem fibrillären Schlundring, doch ist die größere Zahl derselben immer hinter dem Schlundring belegen; hier erstrecken sie sich auch gegen die Bauchseite hin und bilden so eine Art zellulären Ringes (Fig. 1 u. 2). — In dem ventralen Teile dieses Ringes treten die

---

1) Wie sich von Wagner's Beschreibung erklären läßt, wurde schon oben angedeutet.

Zellen spärlicher auf und stehen, — soweit ich im stande war, diese Verhältnisse zu verstehen, — nicht mit den ventralen Teilen der Schlundkommissuren in Verbindung, sondern scheinen mit dem dorsalen Teile des Schlundringes vereinigt, vielleicht durch zwei kleine Nerven, welche, jederseits einer, vom fibrillären Ringe entspringen und gegen die Bauchseite hin verlaufen. — Diese ventral gelegenen Zellen müssen also dem dorsalen Teile des Schlundringes beigerechnet werden und sind vielleicht als die sogenannten sympathischen, sich rückwärts erstreckenden Zellenzweige zu deuten, entsprechend denjenigen, welche im hinteren Teile des Gehirns der Archianneliden beschrieben worden sind. — Der dorsale Teil des zellulären Ringes zeigt die stärkste Ausbildung, in ihm sind die meisten Ganglienzellen angehäuft. Bei eingehender Untersuchung kann man gewöhnlich unter diesen Zellen vor und hinter dem fibrillären Ring eine Art von Gruppierung wahrnehmen, welche darzuthun mir durch zahlreiche Schnittserien möglich geworden ist. Gewöhnlich waren in diesem dorsalen Teile drei bis vier Gruppenpaare zu unterscheiden, so daß sich auch hier eine bilaterale Anlage angedeutet findet, wie sie in dem fibrillären Ring konstatiert werden konnte. — Der ganze dorsale Teil des Schlundringes mit den dorsalen Gangliengruppen würde demnach als das eigentliche Gehirn, entsprechend demjenigen der Anneliden und Arthropoden, aufzufassen sein. — Die Ganglienzellen dieses Gehirns sind meist unipolar, jedoch kommen in den hinteren Teilen auch multipolare Formen vor, deren Ausläufer oft rückwärts gegen das Magenepithel gerichtet sind. — Ob diese multipolaren Zellen einem sympathischen Teile des Gehirnes beizuzählen sind, muß vorläufig noch dahingestellt bleiben.

Die oben gegebene Beschreibung des Schlundrings paßt in den Hauptzügen für die verschiedenen von mir untersuchten Arten. Bei M. cirriferum, M. glabrum, M. gigas und giganteum ist der Schlundring mit den umgebenden, meist ziemlich mächtigen Gangliengruppen leicht zu beobachten, da er gut ausgebildet erscheint Bei M. Graffi dagegen, zum Teil auch bei M. Carpenteri, liegen die Verhältnisse etwas anders. Hier sind die umgebenden Ganglienzellen bei weitem nicht so zahlreich und von dem fibrillären Schlundring entfernt an dem hintersten Ende des Bulbus musculosus gelegen. Nur wenige vereinzelte Zellen waren in den Seitenteilen des Rüssels nahe dem Schlundring (Fig. 4) wahrzunehmen, während vor dem fibrillären Ring keine Zellen aufgefunden wurden. —

Der fibrilläre Ring selbst zeigt sich weniger stark entwickelt, doch kommen auch hier, wie bei den übrigen Arten, innerhalb der Scheide jederzeit Ganglienzellen vor.

Das Rüsselnervensystem.

Bei den Myzostomen findet sich ein dem stomatogastrischen Nervensystem der Anneliden [1]), ein dem proboscidalen Nervensystem der Pycnogoniden [2]) analoges System, jedoch scheint die Ähnlichkeit mit dem letzteren bei näherer Untersuchung eine mehr oberflächliche zu sein, wie später ausgeführt wird. Die Anordnung dieses Rüsselnervensystems, welches bisher von keinem Bearbeiter der Myzostomen beschrieben wurde, ist ziemlich kompliziert. Dasselbe scheint mit dem Schlundring so innig verbunden zu sein, daß man sich versucht fühlen könnte, es als einen Teil des Schlundrings aufzufassen. —

Vor dem Schlundring verlaufen jederseits nach vorn gegen die Spitze des Rüssels hin einige Nerven, nach meinen Erfahrungen drei auf jeder Seite (Fig. 1. vn′, vn″, vn‴.). Diese drei Nervenpaare verbinden den Schlundring mit einem vor dem Bulbus musculosus gelegenen fibrillären Nervenring, welchen ich als „Tentakelnervenring“ bezeichnen werde, weil er im Bindegewebe unter den Tentakeln des Rüssels belegen ist und Nerven in dieselben sendet. — (Fig. 1; tnr). — Dieser Tentakelnervenring ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden ausgebildet, hat jedoch immer bedeutende Dimensionen. Er erscheint als geschlossener Ring und ist von einer dünnen Scheide umgeben, innerhalb deren Ganglienzellen nicht auftreten. Dagegen zeigt sich bei M. Graffi dieser Ring von zahlreichen Ganglienzellen umgeben, welche in dem lockeren Bindegewebe des vorderen Rüsselendes eingelagert sind und namentlich vor dem Ring in großer Menge auftreten. Diese Zellen sind unipolar und stehen durch ihre Fortsätze mit dem

---

1) Zuletzt beschrieben von G. Pruvot. „Systéme nerveux des Annelides polychétes“. Arch. d. Zool. exper. Paris. 1885 No. 2. — Auch Ehlers: „Die Borstenwürmer etc.“ 1868., Quatrefages: „Ann. Sc. Nat. 1850.“ u. A. —

2) A. Dohrn: „Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora d. G. v. Neapel. III. Monographie. 1881.“

P. P. C. Hoek: „Report etc. of H. M. S. Challenger.“ Zoology. III.

Ring in Verbindung (Fig. 5). Bei anderen Arten, z. B. bei M. giganteum, treten diese Zellen außerordentlich sparsam auf, ja sie fehlen fast gänzlich, dafür finden sich Ganglienzellen im Bindegewebe außerhalb des Bulbus musculosus zwischem dem Tentakelnervenring und dem Schlundring. Die Zahl dieser Zellen, welche bei M. Graffi nicht vorhanden sind, nimmt gegen den Schlundring hin bedeutend zu und hier gehen dieselben in die Zellen des Gehirns über. Was die Gruppierung dieser Zellen anlangt, so läßt sich wahrnehmen, daß dieselben die Neigung zeigen sich um die Verbindungsnerven zwischen dem Schlundring und dem Tentakelnervenring anzuordnen. Vor dem Tentakelnervenring kommen gewöhnlich keine derartigen Zellen vor; M. Graffi macht davon, wie oben beschrieben wurde, eine Ausnahme, und es scheint bei dem Nervensystem dieser Art die Tendenz vorhanden, die Zellen in dem vorderen Ende zu konzentrieren, da ja auch der Schlundring, wie wir oben gesehen haben, nur von einigen wenigen Zellen umgeben wird. —

Von dem Tentakelnervenring geht je ein Nerv für jeden Tentakel ab (Fig. 1. tn.). — Diese Tentakelnerven lassen sich bis in die Spitze der Tentakeln verfolgen, wo sie sich pinselförmig in ihre Fibrillen auflösen. Das Epithel der Tentakelspitzen erscheint ganz fibrillär und besteht, soweit ich es feststellen konnte, aus langen fibrillären Zellen, deren Kerne ziemlich weit von der Spitze entfernt gelagert sind, so daß die äußersten Spitzen deutliche Fibrillen ohne Kerne erkennen lassen. Es erscheint nun wahrscheinlich, daß die einzelnen Nervenfibern in Verbindung mit diesen langen Zellen stehen. Ob sie auch mit den Tasthaaren in Konnex treten, war nicht zu konstatieren. — Auch zu dem Epithel des Schlundes vor dem Bulbus musculosus entspringen zarte Nerven von dem Tentakelring (Fig. 5), und es scheint, als ob dieselben vorzugsweise mit den in diesem Teile des Epithels auftretenden Leisten korrespondierten. — Von mehr Interesse und Bedeutung sind vier größere Nerven, welche von dem Schlund abgehen und diesen entlang auf der inneren Seite des Muskelbulbus unter dem Schlundepithel verlaufen (Fig. 1; sn; — Fig. 5, sn; — Fig. 6.). — Diese Nerven, zwei auf jeder Seite, gehen bis zu dem hinteren Rüsselende, biegen dann um das hintere Ende des Bulbus musculosus und richten sich nach vorn gegen den Schlundring. — Ob sie aber mit dem Schlundring in Verbindung treten oder nicht, konnte leider mit Sicherheit nicht festgestellt werden, da sie hier bei dem gleichzeitigen Auftreten einer größeren

Zahl von Nerven nur schwer zu verfolgen sind. Einige Male glaubte ich allerdings eine Verbindung zu sehen, doch schien die Möglichkeit einer optischen Täuschung nicht ausgeschlossen. — Unter dem Schlundepithel bilden diese vier Schlundnerven eine Art von Nervenplexus, indem sie viele kleine Nervenäste abgeben (Fig. 6.). Auch sind zwischen den Epithelzellen viele Ganglienzellen zu bemerken. Am häufigsten treten dieselben in der Nähe der vier Nervenstämme auf und stehen oft in direkter Verbindung mit diesen; ja am hinteren Teile des Schlundes zeigen sie die Tendenz, kleine Ganglien zu bilden. Die Schlundepithelzellen, welche sehr langgestreckt und mit langen Kernen versehen sind, und welche sich durch Osmiumsäure und Farbstoffe sehr leicht färben lassen, stehen durch lange Ausläufer mit von den Nervenästen kommenden Nervenfibrillen in Verbindung. Auf Schnitten kann man häufig diese Ausläufer, welche allmählich in die dickeren Zellen übergehen, fächerförmig von den verschiedenen Nervenästen entspringen sehen. — Dieses Epithel, welches von einer Kutikularmembran bedeckt ist, ist folglich als ein sensitives aufzufassen und wahrscheinlich als Geschmacksepithel zu deuten. (Fig. 7). — Einige Male gelang es, kleine Nervenäste nachzuweisen, welche von den Schlundnerven ihren Ursprung nahmen, die Bindegewebsmembran auf der inneren Seite des Bulbus musculosus passierten und sich zwischen den Muskeln des Bulbus ausbreiteten. Dergleichen Nerven, von dem Tentakelnervenring entspringend, waren auch auf der äußeren Seite des Bulbus musculosus zu bemerken. — Beiläufig mag hier angeführt werden, daß von dem hinteren Teile des Gehirns auf der dorsalen Seite kleine Nerven abgehen, welche zu dem Epithel des vorderen Teiles des Magens verlaufen. Diese Nerven stehen wahrscheinlich zum Teil in Verbindung mit großen Ganglienzellen, welche zwischen den Epithelzellen zu bemerken sind; während andernteils auch Nerven beobachtet wurden, welche direkt in das Epithel eintreten und sich darin verbreiten. —

Der Bauchstrang.

Der Bauchstrang ist von dem Ektoderm durch eine dünnere oder dickere Muskelschicht getrennt, deren Dimension ziemlich stark variieren kann, und zeigt meist durch seine kurze zusammengedrängte Gestalt nicht wenig Ähnlichkeit mit demjenigen der Arachniden; jedoch kann dieselbe auch mehr langgestreckt auf-

treten, z. B. bei M. Graffi. — Innerhalb der doppelten Scheide, welche den Bauchstrang umgiebt und in eine äußere kutikulare und eine innere lamellare oder retikulare zerfällt [1]), liegen zwei dicke, fibrilläre Längskommissuren, welche durch Querkommissuren verbunden sind. Auf der ventralen Seite verläuft in der Mitte zwischen den Längskommissuren ein intermediärer Nerv, welcher gewöhnlich durch zahlreiche, unpaare Seitenäste mit den Längskommissuren in Verbindung steht (Fig. 1 in.). — Die Zahl der von dem Bauchstrang abgehenden peripheren Nervenpaare — (die Schlundringkommissuren sind nach der oben gegebenen Darstellung ausgeschlossen) — beträgt elf: fünf Hauptnervenpaare (die fünf Lovén's) und 6 Paar kleinere Nerven (Fig. 1). Die zwölf Nervenpaare v. Graff's sind insoweit irrtümlich, als hier ein zwischen dem vierten und fünften Hauptnervenpaar gelegenes Nervenpaar, welches von Semper beschrieben wurde, nicht mit gerechnet ist; v. Graff's Zeichnung wird jedoch richtig, wenn man die Schlundkommissuren hinzufügt oder die inneren Verzweigungen des ersten Nervenpaares als solche auffaßt. — Ein unpaarer Nerv, welcher von Lovén und Semper im vorderen Ende angegeben wurde, ist nicht vorhanden; und läßt sich diese Angabe vielleicht dadurch erklären, daß beide Forscher nur eine der Schlundkommissuren oder aber daß sie nur den Ursprung derselben gesehen haben. — Die Längskommissuren sind im vorderen und hinteren Ende des Bauchstranges durch bedeutende Querkommissuren verknüpft, deren Dicke beinahe derjenigen der Längskommissuren gleichkommt (Fig. 1. QCM, QCM^1). — Zwischen diesen größeren, vorderen und hinteren Querkommissuren liegen eben solche kleinere. Unter den letzteren treten namentlich vier stärkere hervor (Fig. 1. Qcm^1 bis Qcm^4), deren Lage mit den Zwischenräumen zwischen den fünf Hauptnervenpaaren korrespondiert, und welche auch durch Nervenfibern mit den Ganglienzellen dieser Zwischenräume in Verbindung stehen, ebenso wie sie auch Nervenfibern in die Hauptnervenstämme beider Seiten vorn und hinten senden. Zwischen diesen vier stärkeren Querkommissuren und den zwei erstgenannten stärksten Querkommissuren liegen schwächere Querkommisuren, gewöhulich fünf, deren Anzahl und Lage also mit derjenigen der Hauptnervenpaare übereinstimmt (Fig. 1. qcm^{1-5}); nur bei M. Graffi

1) Über den Bau der Scheide wird später bei Besprechung der Histologie referiert werden.

sind diese Querkommissuren zahlreicher, da hier meist zwei zwischen je einem Paare der stärkern Kommissuren lagern. — Die Ganglienzellen sind hauptsächlich in dem Raume zwischen den beiden Längskommissuren, sowie auf ihrer dorsalen, äußeren Seite zwischen den Abgangsstellen der Nerven gelegen; nur ganz ausnahmsweise finden sich Ganglienzellen innerhalb der fibrillären Masse. Auf Querschnitten zeigen die Ganglienzellen eine bestimmte Anordnung; jede Gruppe von Ganglienzellen hat einen Knotenpunkt auf den Quer- oder Längskommissuren, gegen welchen die Zellenausläufer konvergieren, und an welchem sie in die fibrilläre Masse eintreten (Fig. 8). Es ist also eine ähnliche Gruppierung der Ganglienzellen vorhanden, wie sie HERMANN VIGNAL und andere bei den Hirudineen und den Chätopoden beschrieben haben. — Der getrennten Lage der Längskommissuren wegen werden natürlich diese Gruppen hier zahlreicher, und es scheinen dieselben vorzugsweise rund um die vier stärkeren, mittleren Querkommissuren angeordnet zu sein. Auf Querschnitten waren zum mindesten sechs verschiedene Paare solcher Gruppen sichtbar (Fig. 8), wie sie auch in die Figuren meiner früher citirten Arbeit (Tab. V; Fig. 9 a, b, c, d, e, f und Tab. IX Fig. 4. $c,^1$ $c,^2$ $c,^3$ $c,^4$ $c,^5$ $c,^6$) eingezeichnet sind. Auf eine detaillierte Beschreibung dieser Gruppen kann hier nicht eingegangen werden, nur soll erwähnt werden, daß die Zellen in einigen Gruppen ihre Ausläufer durch die Querkommissuren nach der entgegengesetzten Seite des Bauchstranges senden, während die Ausläufer anderer Zellen sich in der fibrillären Masse derselben Seite auflösen, wieder andere Zellen dagegen die fibrilläre Masse durchsetzen und in periphere Nerven derselben Seite übergehen — Verhältnisse, welche in dem der Histologie gewidmeten Teil näher besprochen werden sollen. — Der unverhältnismäßig größere Teil der Zellen sendet seine Ausläufer jedenfalls durch die fibrilläre Masse der Kommissuren, einige Zellen senden jedoch ihre Ausläufer direkt, ohne die fibrilläre Masse zu durchsetzen, in die peripheren Nerven. Letztere Zellen sind zu einer kleinen Gruppe über der Ursprungsstelle eines jeden der fünf Hauptnervenpaare vereinigt (Fig. 8.). — Ähnliche Zellen wurden auch in den peripheren Nerven fern vom Bauchstrang entdeckt. Diese Beobachtungen widersprechen den Angaben VIGNAL's, denen zufolge bei den Würmern im willkürlichen Nervensystem keine Ganglienzellen ihre Ausläufer direkt in die peripheren Nerven, ohne näher die fibrilläre Masse zu passieren, senden sollen, und ferner in den peripheren Nerven selbst keine interponierten Ganglienzellen existieren sollen. Dagegen stimmen

vorstehende Beobachtungen mit den Angaben LEYDIG's, HERMANN's, HOFFMANN's, SCHULTZE's, WALTER's, QUATREFAGES' und anderer über das Nervensystem von Hirudo überein — Angaben, welche VIGNAL [1]) bestreitet, indem er die Zellen, wenigstens eines Teils dieser Autoren für „einzellige Nervenparasiten" erklärt, während er den Rest dieser Arbeiten nicht gekannt zu haben scheint. —

Die Größe der Nervenzellen kann ziemlich stark variieren. Zum größten Teil sind es kleinere, unipolare Zellen; aber in der Mitte des Bauchstranges gelegen finden sich einige, durch ihr bedeutendes Volumen ausgezeichnete Zellen. — Bei M. gigas, wie auch bei M. giganteum sind besonders einige derartige Zellen in's Auge fallend, welche zu Paaren, — je ein Paar zwischen jeder der größeren Querkommissuren, — auf der Dorsalseite gelagert sind. Diese Zellen treten namentlich im hinteren Teile des Bauchstranges sehr regelmäßig auf und sind mit den kleineren Querkommissuren verbunden; im vorderen Teile des Bauchstranges finden sie sich gewöhnlich etwas zahlreicher; im ganzen waren sechs bis sieben solcher Zellenpaare zu bemerken (Fig. 1.). Diese Zellen sind unipolar, ihre Ausläufer, welche einander kreuzen und Chiasmen bilden, konnten durch die fibrilläre Masse der Längskommissuren hindurch in die fünf Hauptnervenpaare hinaus verfolgt werden. Auf der ventralen Seite finden sich auch große Zellen vor, jedoch ist ihr Auftreten minder regelmäßig und vorzugsweise auf den mittleren Teil des Bauchstranges beschränkt. —

Die Größe der größten Ganglienzellen kann bis 0,039 mm im Durchmesser betragen bei einer Größe des Kernes von 0,018 mm; während die kleineren Zellen ungefähr 0,013 mm und ihre Kerne 0,008 mm messen. Zwar kommen auch Zellen vor, welche noch nicht die Hälfte des zuletzt angegebenen Maßes erreichen, doch ist stets zu konstatieren, daß die Größe der Kerne eine minder schwankende ist als diejenige der Zellen selbst.

Was nun das Vorkommen von Ganglienzellen innerhalb der fibrillären Masse anlangt, so kann nur angegeben werden, daß sich einige sehr kleine Zellen finden, in gewissem Grade ähnlich den-

1) VIGNAL: „Rech. hist. s. l. centres nerveux de quelques invertébrés." Arch. Zool. exp. Sér. 2. Tome I. 1883.

Die Angaben VIGNAL's werden auch von SAINT-LOUP bestritten in R. SAINT-LOUP: „Rech. s. l'organ. des Hirudinées." Ann. Sc. nat. Tome XVIII. 1884 pag. 61. —

jenigen kleinen Zellen, welche von mir in der fibrillären Masse des Gehirns der Ascidien aufgefunden wurden. [1]) —

Die Segmentierung des Bauchstranges ist lange nicht so ausgesprochen und leicht zu sehen, wie man nach BEARD's Schilderung anzunehmen geneigt sein kann: „These ganglionic cells seem to be confined to the portions of the nervous system from which nerves, and especially large nerves are given off. We have indeed in their arrangement traces of a series of ganglia, which however by degeneration have lost their primitive character of segmental ganglia." — Wie aus meiner obigen Darstellung ohne weiteres ersichtlich ist, stimmen diese Angaben BEARD's mit meinen Beobachtungen nicht sehr überein. BEARD scheint, mit Ausnahme der stärksten, ersten und letzten, keine Querkommissuren wahrgenommen zu haben, und gerade diese sind doch um vieles leichter zu konstatieren als die eigentliche Anordnung der Zellen. Denn wegen der zusammengezogenen Gestalt des Bauchstranges liegen die Zellen sehr dicht bei einander. Die Mehrzahl derselben ist gerade zwischen den Hauptnerven gelegen sowohl auf der äußeren Seite der Längskommissuren als auch in der Mitte, — insoweit hier überhaupt davon die Rede sein kann, — und sendet ihre Ausläufer durch die vier dicken Querkommissuren. Daher, meine ich, daß aus der Lage der Zellen allein schwerlich auf eine Segmentierung geschlossen werden kann, wie es auch ungemeine Schwierigkeiten hat, die Zahl der mutmaßlichen Segmente darnach festzustellen. — Klarer findet sich dies durch die Regelmäßigkeit der abgehenden Nerven angedeutet. Der abwechselnde Austritt je eines stärkeren und eines schwächeren Nerven stimmt ja genau mit den Verhältnissen überein, wie sie von den Hirudineen, Chätopoden, Isopoden u. s. w. bekannt sind, und kann meiner Meinung nach nur von einer früher stärker ausgeprägten Segmentierung hergeleitet werden. Trotzdem ist die ursprüngliche Zahl der Segmente des Bauchstranges nicht leicht genau zu bestimmen, und habe ich in meiner erwähnten größeren Abhandlung sechs Segmente angenommen, welche sich am deutlichsten bei M. Graffi darstellen. — Das erste Segment, welches dem Unterschlundganglion anderer Tiere entspricht, steht mit den Schlundkommissuren in Verbindung

1) FR. NANSEN: „Forl. Meddelelse an Undersögelser over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos Myxine glutinosa." Bergen's Mus. Aasberetn. f. 1885 u. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. 1886. —

und giebt vielleicht auch dem ersten kleineren peripheren Nervenpaar den Ursprung. — Die fünf folgenden Segmente entsprechen fünf Bauchganglienpaaren; jedes derselben giebt ein Hauptnervenpaar und wahrscheinlich das hinter diesem gelegene kleinere Nervenpaar ab — demnach würden sich sechs Segmente finden, nur läßt sich schwer bestimmen, ob nicht vielleicht in dem hintersten Ende des Bauchstranges mehrere Segmente zusammen verschmolzen sind. Wie später näher beschrieben werden soll, ist bei M. Graffi das letzte Nervenpaar auf der ersten Strecke seines Verlaufes vereinigt und mit Ganglienzellen versehen. Dieses Verhalten, wie auch der ganze Bau des hintersten Teiles des Bauchstranges überhaupt kann auf ein Vorhandensein eines oder mehrerer jetzt verschwundener, ursprünglicher Segmente oder zum mindesten Ganglien gedeutet werden. Jedenfalls ist es ungemein schwierig, sich über diesen dunkeln Punkt mit Bestimmtheit zu äußern.

Es bleibt mir noch, bevor ich weiter gehe, übrig, mit einigen Worten der Beschreibung zu gedenken, welche v. Wagner von dem Bauchstrang giebt. — Seine Darstellung desselben stimmt im wesentlichen mit meinen Angaben überein. Die vier Querkommissuren, welche er beschreibt, sind, was Gestalt und Lage anlangt, identisch mit den von mir beobachteten vier dickeren Querkommissuren (Fig. 1, Qcm ^{1}—Qcm ^{4}); dagegen hat er die dünneren Querkommissuren entweder nicht gesehen, oder, — falls er sie gesehen hat, — nicht richtig gedeutet, da ich glaube, daß die „kleinen Ballen von höchst wahrscheinlich bindegeweblicher Natur [1])", welche er beschreibt, in Wirklichkeit Stückchen der dünnen Querkommissuren gewesen sind, denn meinen Beobachtungen zufolge sind derartige Bindegewebsballen nicht vorhanden. Daß v. Wagner nicht die Einzelheiten bezüglich der Lage und Gruppierung der Ganglienzellen gesehen hat, welche oben beschrieben wurden, läßt sich leicht durch die geringe Größe der von ihm untersuchten Arten erklären. Ich konnte mich selbst bei M. cirriferum mannigfach überzeugen, daß diese Einzelverhältnisse hier wegen der Kleinheit der Tiere viel schwieriger zu beobachten waren, als bei den größeren, mir noch zu Gebote stehenden Arten. — Vielleicht haben auch die Untersuchungsmethoden von Wagner's nicht so schöne Differenzierungen ergeben, als ich zu erreichen im stande war. — Was die abgehenden Nerven anlangt, so ist vor allem zu betonen,

1) loc. cit. pag. 23 und 29.

daß von Wagner, wie die früheren Beobachter, entweder die eigentlichen Schlundkommissuren nicht gesehen oder unrichtig aufgefaßt hat, indem er sie von dem ersten Hauptnervenpaar entspringen läßt. — Trotzdem hat er doch die Zahl der ursprünglichen Segmente oder — wie er sie nennt — Ganglienpaare zu sechs angenommen, indem er annimmt, daß die Schlundkommissuren ursprünglich von dem ersten Hauptnervenpaar getrennt waren. Gegen die Hypothese, welche von Wagner über die Genese des Bauchstranges entwickelt, habe ich im großen und ganzen nicht viel einzuwenden. Daß die Längskommissuren immer getrennt waren, wie sie auch heut zu Tage sind, finde ich selbstverständlich; daß sie früher, vielleicht auch ferner voneinander belegen waren, finde ich wahrscheinlich; ob sie aber deutlich ausgeprägte Ganglien enthielten, finde ich mehr zu bezweifeln, zumal es jedenfalls nicht notwendig war. — Auch werden durch die Entdeckung der kleineren Querkommissuren und die Gruppierung der Ganglienzellen die Verhältnisse andere als sie von Wagner vorausgesetzt hat. — Die Auffassung von Wagner's, die dickeren Querkommissuren als die ursprünglichen, die paarigen Ganglien verbindenden Kommissuren anzusehen, wird etwas schwieriger, wenn wir sehen, daß sie durch Fibren sowohl mit den vorn und hinten abgehenden Hauptnerven als auch mit den zwischen den Ursprungsstellen beider gelegenen Ganglienzellen [1]) in Verbindung stehen. Jedenfalls geht daraus hervor, daß die vorliegenden Verhältnisse ziemlich verändert sind und von den ursprünglichen stark abweichen. Zudem finde ich den Bau des Bauchstranges so kompliziert, daß es bei dem jetzigen Grade unserer Kenntnis als verfrüht angesehen werden muß, eine exakte Hypothese aufzustellen. — Wir müssen uns vorläufig damit zufrieden geben, zu konstatieren, daß der Bauchstrang der Myzostomen Spuren einer gewissen Segmentierung erkennen läßt, und daß die Längskommissuren früher wahrscheinlich weiter voneinander gelagert waren.

---

1) Wenn die Hypothese stichhaltig wäre, müßten diese Zellen aus zwei Ganglien herstammen; demnach würden also die Zellen zweier verschiedener Ganglien mit derselben Querkommissur in Verbindung stehen. —

Das periphere Nervensystem.

Das periphere Nervensystem ist bisher von keinem Bearbeiter der Myzostomengruppe genau beschrieben worden, da bei den Zerzupfungs- oder Quetschpräparaten, an welchen die Mehrzahl der Untersuchungen angestellt worden ist, die Nerven meist an ihren Ursprungsstellen gerissen sind. Zwar haben mehrere der früheren Beobachter, unter anderen SEMPER, Vermutungen über die Ausbreitung der Nerven geäußert, jedoch stimmen diese Annahmen nur wenig mit den Thatsachen überein. Eine sehr richtige Vorstellung scheint LOVÈN, also der erste Beschreiber dieses Nervensystemes, gewonnen zu haben, wenn er sagt, daß die von ihm aufgefundenen fünf Nervenpaare — die fünf Hauptnervenpaare der späteren Forscher — nach den Parapodien gehen. Von den übrigen Forschern, welche die Myzostomen zum Teil mit den Methoden der modernen Technik, wie z. B. BEARD und v. WAGNER, untersucht haben, macht nur letzterer bezüglich des peripheren Nervensystems einige nähere Mitteilungen, welche jedoch von den meinigen [1]) in mehrfacher Beziehung abweichen und meiner Ansicht nach nicht ganz korrekt sind; — ein Umstand, welcher sich leicht daraus erklären läßt, daß WAGNER's Beschreibung [2]) seiner eigenen Mitteilung gemäß „sich zum größten Teil auf die einmalige Beobachtung an einem gelungenen Quetschpräparate" stützt. — Besonders ist er, wie schon oben erwähnt wurde, in der Deutung des ersten Hauptnervenpaares nicht glücklich gewesen, indem er dasselbe mit dem Namen: „Schlundring-Nervenpaar" belegte und es, wie v. GRAFF, als mit dem Schlundring in Verbindung stehend beschreibt, während er die fünf Hauptnervenpaare in Beziehung zu den Fußstummeln setzt, welch letzteren er sogar einmal als Parapodien bezeichnet. — Leider kann ich hier auf v. WAGNER's Untersuchung nicht ausführlicher eingehen, sondern muß mich zu meinen eigenen Beobachtungen wenden. —

Um den gesammten Verlauf der Nerven zu studiren, ist es unerläßlich, sorgfältige horizontale, wie auch transversale Schnittserien gut konservierter und gefärbter Myzostomen anzufertigen. Durch eine sorgfältige Durchmusterung und Zusammenstellung solcher Schnittserien — namentlich von M. giganteum — ist es

1) loc. cit. pag. 20.
2) loc. cit. pag. 39—42.

mir endlich nach mühsamen und zeitraubenden Studien gelungen, in meiner schon oben zitierten Arbeit Taf. I, Fig. 8. Taf. II, Fig. 10, 11, 12, 13, eine, wie ich glaube, ziemlich korrekte und zuverlässige Darstellung des peripheren Nervensys temes zu geben — Auch die dieser Arbeit beigegebenen Fig. 9 u. 10 auf Taf. XIX werden hoffentlich genügen, die Haupteigentümlichkeiten des peripheren Nervensystemes zu demonstrieren, wie ich sie in Kürze beschreiben werde, indem ich zugleich auf die ausführlichere Beschreibung, sowie die zahlreicheren Abbildungen in meiner Hauptarbeit verweise. —

In Fig. 9 ist der erste linke Hauptnervenstamm mit dem hinter ihm liegenden kleinen Nerven (n), von oben gesehen, zur Darstellung gekommen; diese Abbildung genügt zugleich, um ein befriedigendes Bild der übrigen Hauptnervenstämme zu geben, bei welchen die Verhältnisse im großen und ganzen dieselben sind. — Wie leicht zu erkennen ist, teilen sich die Hauptnerven nahe ihrer Ursprungsstelle in mehrere Zweige, unter denen besonders vier stärkere leicht kenntlich sind. Dieselben zerfallen in zwei äußere und zwei innere, welche letzteren wieder aus mehreren kleineren Ästen bestehen. Die zwei äußeren Zweige, einer auf jeder Seite des Nervenstammes, N^1 und N^2 der Fig. 9, gehen zum Rande des Körpers, wo sie sich stark verästeln und durch diese zahlreichen kleinen Äste mit den Zellen des Randepithels in Verbindung treten, wodurch eine sensitive Funktion des letzteren angedeutet wird. Außerdem bildet jeder dieser äußeren Zweige ein wenig innerhalb von dem Ursprung jeder Zirre eine dicke Verzweigung (Fig. 9, a) oder einen Komplex, von welchem ein starkes Nervenbündel in die Zirre entsendet wird. Die Nerven dieser Bündel verlaufen unter dem Epithel der Zirren gegen die Spitzen hin und versorgen das Epithel der Seiten und Spitzen mit Nervenfibrillen, so daß die Zirren als sehr empfindliche Sinnesorgane (Tastorgane) erscheinen. — Da dieses Verhalten charakteristisch für die äußeren Zweige der Hauptnervenstämme ist, so habe ich dieselben mit dem Namen der „Zirrenzweige“ belegt. — Die inneren Zweige, Fig. 9, N^3 und N^4, dagegen treten in das Parapodium selbst hinein und versehen durch ihre kleinen Verästelungen sowohl die Muskulatur der Fußstummeln und der Hacken, wie auch die Hackendrüsen, die Parapodiendrüsen u. s. w. mit Nerven, aus welchem Grunde ich diese inneren Zweige auch „Parapodienzweige“ genannt habe. — Die Innervierung der Hackenmuskeln wird namentlich durch einen doppelten Ast (hz) besorgt, welchem in meiner früheern Arbeit

eine besondere Abbildung (Taf. III, Fig. 11) gewidmet ist. — Den Ästen, welche die Parapodiendrüsen innervieren [1]), habe ich den Namen der „Drüsenzweige" beigelegt (pd). —

Außer den vier größeren Zweigen der Hauptnerven verdient noch ein kleiner, in der Mitte belegener Zweig besonders genannt zu werden. Dieser mittlere Zweig (Fig. 9, mz.) teilt sich und entsendet den einen Ast zu den Bauchmuskeln, welche gegen das Parapodium hin verlaufen (v. Graff's „musculus centralis"), während der andere Ast den äußeren Zweig des Hauptnerven kreuzt und in einzelnen Fällen mit einem der Zirrenzweige anastomosierte, welches Verhalten jedoch ein nicht gewöhnliches zu sein scheint. —

Die zwischen den Hauptnerven entspringenden kleinen Nerven scheinen hauptsächlich mit Muskeln in Verbindung zu stehen, öfter indessen schien es, als ob sie auch Nervenäste zu den Hoden und vielleicht auch den Ovarien entspringen ließen. Wie Fig. 9, n zeigt, scheinen sie bisweilen mit den vor ihnen liegenden Hauptnerven zu anastomosieren. — Die feinere Verzweigung eines solchen kleinen Nerven findet sich in Fig. 10 dargestellt. — Schon bei seinem Ursprung erscheint der Nerv in einen oberen (2) und einen unteren (1) Hauptast geteilt, außer welchem er jedoch noch einige sehr zarte, zur Bauchmuskulatur gehende Zweige (3) entsendet. — Der weitere Verlauf der Hauptäste ist ohne Schwierigkeit aus Fig. 10 erkennbar. — Die Mehrzahl der kleinen Nerven zeigt diesen typischen Verlauf, nur diejenigen des ersten und letzten kleinen Nervenpaares machen Ausnahmen. Das erste kleine Nervenpaar verläuft nach vorn (Fig. 1, n^1) und steht durch viele zarte Verästelungen mit dem Epithel des vorderen Körperrandes in Verbindung, auch ist zu bemerken, daß dasselbe Äste zu den sonderbaren subektodermalen Testes sendet. — Das letzte Nervenpaar (Fig. 1, n^6) läuft den Magen und die Kloake entlang und verbreitet sich in dem hinteren Teile des Körpers; leider habe ich den genauen Verlauf dieser Nerven keiner eingehenderen Prüfung unterzogen. —

Die Entwickelung des Nervensytems der Myzostomen ist nur sehr unvollkommen bekannt. Beard hat zwar ein Larvennervensystem beschrieben, welches sich in der Scheitelplatte ent-

1) Diese Organe habe ich in meiner ersten Arbeit Fußganglien genannt, obschon ich über ihre nervöse Funktion sehr in Zweifel war. Jetzt bin ich jedoch mehr und mehr zu der Überzeugung gekommen, daß sie drüsiger Natur sind und als Parapodiendrüsen bezeichnet werden können.

wickeln, später aber verschwinden soll, während sich für das erwachsene Myzostoma ein neues Nervensystem auf der Bauchseite entwickelt. Da nun auch Beard, wie oben erwähnt wurde, keinen Schlundring beobachtet hat, so scheinen seine Angaben einer Richtigstellung insofern zu bedürfen, als das von ihm gesehene Larvennervensystem der ersten Anlage des Gehirns und Schlundringes (vielleicht auch des Rüsselnervensystems) gleich zu achten ist, welch letzteres sich später mit dem Bauchstrange in Verbindung setzt. — Die Entwicklung des Nervensystems der Myzostomen würde demnach ebenso wie gewöhnlich bei den Anneliden verlaufen. —

Abnormitäten und Unregelmäßigkeiten im Bau des Nervensystems kommen öfter vor, eine besonders auffallende ließ sich bei M. Graffi konstatieren. Bei einzelnen Individuen dieser Art nämlich war der Bauchstrang verschwindend klein und ungemein flach, so daß es nicht geringer Mühe bedurfte, um ihn überhaupt aufzufinden, und daß die Nervenelemente selbst mit den stärksten Vergrößerungen kaum zu sehen waren [1]). Welcher Art die Ursachen dieser Unregelmäßigkeit sind, ob sie in einer Resorption im späteren Alter oder in frühzeitigen Entwicklungsstörungen zu suchen sind, ist leider nicht zu sagen; nur soll festgestellt werden, daß derartige Abnormitäten nur bei erwachsenen Individuen gefunden wurden, deren vegetative Organe gewöhnlich sehr gut entwickelt waren, deren Magen namentlich sich durch eine ungewöhnliche Dicke auszeichnete. Im übrigen zeigt der Körper normale Verhältnisse; das Bindegewebe und die Muskulatur der Bauchseite schien wenig entwickelt. Eine Asymmetrie des Nervensystems wurde oft am Schlundring (und im Gehirn) beobachtet. —

Histologie des Nervensystems.

Bindegewebe. Die Hüllen des Nervensystems sind zweierlei Art. Es findet sich eine äußere, derbere Scheide, welche ich das äußere Neurilemm oder im Bauchstrang Perineurium [2]) nennen will, und eine innere Gefüge- oder Stützsubstanz, welche ich als inneres Neurilemm bezeichnen werde. —

---

1) Vergl. ausf. Arbeit pag. 35 und 75; Taf II, Fig. 7.

2) Krieger hat diese Bezeichnung benutzt in seiner Arbeit: „Über das Centralnervensystem des Flußkrebses.“ Zeitschrift f. wiss. Zool. 33. Bd., 1880, pag. 542. —

Das Perineurium des Bauchstranges erscheint als eine starke, kutikulare Membran, die auf Querschnitten durch ihre dunkele Färbung und die scharfen Konturen, namentlich des inneren Randes, stark in die Augen fällt. Diese Membran besteht aus einer gewöhnlich homogenen Substanz, in welcher selbst keine Kerne zu finden sind, während dicht an ihrer äußeren Seite Bindegewebskerne angetroffen werden (Fig. 8, K), so daß es oft scheint, als bestehe ein allmählicher Übergang von der Membran in das Bindegewebe. Dieser Befund wie die immer scharf sich abhebende Grenze der Innenseite der Membran lassen darauf schließen, daß diese Membran als eine Absonderung oder Bildung von Zellen des außen belegenen Bindegewebes und nicht von der inneren Stützsubstanz her entsteht, wie VIGNAL [1]) für „die dritte Scheide" (la troisième gaîne) bei Lumbricus, welche dem Perineurium der Myzostomen teilweise annalog scheint [2]), behauptet. — Die Membran ist gewöhnlich am dicksten auf der dorsalen Seite und zeigt dort auch öfter, namentlich bei M. Graffi eine eigentümliche Struktur, insofern als sie, wie ich früher gezeigt habe [3]), in ihrem äußern Teil aus Feldern besteht, welche sich mit Karmin abwechselnd dunkler und heller färben. — Von dieser äußern Membran gehen unvollständige Septa (Fig. 8, s) in die Masse des Bauchstranges hinein, bilden auf diese Weise verschiedene Segmente und trennen die einzelnen Gruppen von Ganglienzellen. Ähnliche Septen finden sich bei Hirudineen, Krustazeen und anderen Tieren, — auch VIGNAL beschreibt dieselben bei Lumbricus als von „la troisième gaîne" entspringend. —

Die Stützsubstanz oder das innere Neurilemm.

Der Raum zwischen dem Perineurium und den Nervenelementen (Ganglienzellen, fibrillären Längs- und Querkommisuren, intermediärem Nerv) ist von einem retikulären, zum Teil geschichteten Bindegewebe erfüllt, welches ich als „inneres Neurilemm" bezeichnen werde. Zwar ist das, was frühere

1) VIGNAL, „Rech. hist. s. l. centres nerveux de quelques invertébrés". Arch. zool. exp. Sér. 2. Tom. I 1883.

2) CLAPARÈDE in seinen „Untersuchungen über den Regenwurm" (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869) leitet im Gegensatz zu VIGNAL diese Scheide von den außen liegenden Schichten, in welchen die Muskeln liegen, her. —

3) l. c. pag. 27; Taf. IX, Fig. 2 und 2a.

Autoren inneres Neurilemm genannt haben, nur ein Teil dessen was ich darunter verstehe, doch habe ich der Einfachheit halber den Namen für das Ganze adoptirt. — Das innere Neurilemm kann sehr verschieden stark entwickelt sein, besonders wichtig erscheint es bei M. Graffi [1]). Das innere Neurilemm dient, wie gesagt, als Stützsubstanz, indem es alle Zwischenräume zwischen den Nervenelementen ausfüllt und kann in vieler Beziehung mit der Neuroglia der Wirbeltiere verglichen werden. In dem retikulären Gewebe finden sich zahlreiche Kerne eingestreut [2]), welche an Größe und Ansehn den Bindegewebskernen des Körperparenchyms sehr ähnlich sind. Zwar glaubte ich zwei Arten von Kernen unterscheiden zu können, größere, welche sich schwächer färbten, und kleinere, welche sehr stark Farbe aufnahmen [3]); jedoch scheint dieser Unterschied kein ganz feststehender zu sein. — Die Kerne sind stets in den Fibern des Gewebes oder in den Knotenpunkten, wie in der Mitte der Maschen gelegen und treten besonders zwischen den Ganglienzellen, oft rings um denselben auf [4]). — Das innere Neurilemm versieht die Ganglienzellen und zum Teil auch deren Fortsätze mit Bindegewebskapseln oder Hüllen, welche verhältnismäßig stark sind und bei Anwendung besonderer Färbemethoden (besonders mit Osmiumsäure und Hämatoxylin) sehr deutlich hervortreten. — Diese Kapseln mit ihren Verzweigungen sind es auch, welche, wie ich glaube, oft zur Beschreibung multipolarer Ganglienzellen Veranlassung gegeben haben. — Mit ähnlichen Hüllen oder Membranen sind auch die fibrillären Stämme (Längs- und Querkommissuren, intermediärer Nerv u. s. w.) versehen. — Diese Membran der fibrillären Stämme wird also identisch sein mit der „innern Kapsel", welche Hermann [5]) bei Hirudo beschrieben hat, nur ist zu betonen, daß ich dieselbe als einen Teil meines inneren Neurilemms betrachte. — Von dieser Membran gehen auch zuweilen freie Septen in das Innere der fibrillären Längskommissuren hinein, namentlich sind dieselben dort deutlich zu konstatieren, wo größere periphere Nerven entspringen [6]) oder wo stärkere Bündel von Ganglienzell-

1) Nansen, l. c. Taf. V, Fig. 10.

2) Nansen, l. c. Taf. V, Fig. 8, 9, 11, 12, 15, B, auch Fig. 4—7; Taf. IX, Fig. 4, 5.

3) Nansen, l. c. Taf. V, Fig. 11, B' u. B und Fig. 12. —

4) l. c. Taf. IX; Fig. 8 a'. —

5) Hermann, „Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis". München 1875. pag. 28.

6) Nansen, l. c. Taf. V, Fig. 16, g; pag. 28.

fortsätzen hineintreten. — In diesen Scheidewänden sind gewöhnlich einige, wenn auch nur wenige Bindegewebskerne belegen, und somit erklärt es sich, daß solche Kerne auch öfter scheinbar in der fibrillären Masse gefunden werden. —

Da die sogenannte „Bindegewebssubstanz" im Bauchstrang der Oligochäten ganz dasselbe Gebilde wie mein inneres Neurilemm zu sein scheint, so dürfte es vielleicht nicht ohne Interesse sein, hier an einige Bemerkungen VEJDOVSKY's [1]) zu erinnern. — Nach ihm wird das „innere Neurilemm" einzig und allein von den nervösen Elementen abgesondert, doch sagt VEJDOVSKY nichts Bestimmtes darüber, wie er sich diese Entstehung denkt. — Er äußert sich nur dahin, daß „das Maschenwerk der Bindesubstanz zwischen den Ganglienzellen keinesfalls aus dem „Neurilemm" [2]) abstammt, sondern aus den ursprünglichen Ganglienzellmembranen entsteht". — Wie aber die Entstehung dieser Membranen zu denken ist, und wie man sich eigentlich die Entstehung des erwähnten „Neurilemms" vorzustellen hat, wird nicht errörtert. Werden vielleicht, seiner Auffassung nach, die Zellmembranen von dem Protoplasma der Ganglienzellen abgesondert, entsteht dann die Bindesubstanz durch Absonderung aus diesen Membranen, und wird endlich das sogenannte „innere Neurilemm" wieder durch Absonderung aus dieser Substanz gebildet? Dann allerdings muß ich seine Auffassung durchaus bestreiten, zumal mir seine Gründe nur wenig überzeugend scheinen. — Ich fasse das von mir beschriebene „innere Neurilemm" als ein besonderes Gewebe auf, welches von besonderen bindegewebsähnlichen Zellen gebildet wird, deren Kerne zahlreich im Bauchstrang vorkommen, sowohl zwischen den Ganglienzellen, wie auch in der „Punktsubstanz", jedoch in letzterer nur sparsam. — Von diesen Zellen werden die Kapseln der Ganglienzellen wie auch die Membranen der fibrillären Kommissurstämme gebildet. — Sollte indessen VEJDOVSKY meinen, daß die Stützsubstanz denselben Ursprung wie die Ganglienzellen hätte, daß also beide ektodermale Gebilde wären, dann allerdings würde ich sehr geneigt sein, mich seiner Ansicht anzuschließen, obgleich ich noch nicht wage, eine bestimmte Behauptung darüber zu formulieren. — Zwar habe ich bei den Myzostomen, wie VEJDOVSKY bei

1) VEJDOVSKY: „System und Morphologie der Oligochäten." Prag, 1884.

2) „Neurilemm" hier ist also nicht identisch mit dem, was ich „inneres Neurilemm" nenne, dagegen ist es dem oben beschriebenen Perineurium entsprechend.

den Oligochäten, gefunden, daß diese Verhältnisse auch bei den Individuen derselben Art mannigfachen Veränderungen unterliegen, doch dürfte dies kaum auffallend erscheinen, wenn wir uns erinnern, daß auch die Entwicklung des ganzen Nervensystems bei verschiedenen Individuen[1]) stark abweichend sein kann und Verhältnisse zeigt, welche von dem Alter des Tieres nicht unabhängig sind. — Ich glaube, daß die hier geschilderten Verhältnisse mehr allgemeiner Natur und bei vielen Tiergruppen wiederzufinden sind, wenn auch mehr oder minder kompliziert oder differenziert.

Wenn man die Literatur durchmustert, muß es gewiß auffallen, welche Verwirrung bis jetzt in der Beschreibung der verschiedenen Schichten der Neurilemmscheide herrschte, da nur wenige Autoren bezüglich der Darstellung derselben übereinstimmen. — Im ganzen genommen, kann man sagen, daß die Neurilemmscheide der Myzostomen mit der bei den Anneliden (vielleicht den Vermes) und Arthropoden gewöhnlich beschriebenen übereinstimmt. — Das Neurilemm und die Stützsubstanz der Krustazeen, von Yung[2]), Krieger und Vignal[3]) eingehend studiert, sind denjenigen der Myzostomen ziemlich ähnlich, nur muß ich hervorheben, daß mir, trotz Leydig's[4]) und Vignal's bestimmter Behauptung bezüglich der Krustazeen, doch bei den Myzostomen die äußere derbe Scheide von dem außen gelegenen Bindegewebe abzustammen scheint. — Bei den Pyknogoniden ist zwar dies Verhalten noch nicht eingehender untersucht worden, immerhin aber scheint es nach den Beschreibungen Dohrn's[5]) und Hoeck's[6]) wahrscheinlich, daß dasselbe doppelte Neurilemm auch hier vorhanden ist. — Das Neurilemm der Arachniden ist von Schimkewitsch[7]) beschrieben worden, und soweit ich seine Beschreibung verstanden habe, scheinen auch bei ihnen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. — Bei Peripatus hat schon Balfour[8]) ein doppeltes Neurilemm beobachtet. — Trotz

1) Siehe oben: „Unregelmäßigkeiten im Bau d. Nervensystems".

2) Yung: „Rech. s. l. structure ect. du systéme nerveux central chez les Crustacées décapodes". Arch. Zool. expérim. T. VII. 1878. pag. 427.

3) l. c. pag. 314.

4) Leydig: „Handbuch der vergleichenden Histologie."

5) Dohrn: „Die Pantopoden des Golfes von Neapel". Fauna und Flora d. Golf. v. Neapel. III. Monogr. 1881.

6) Hoeck: Zoolog. Challeng. Exped. Part III.

7) Schimkewitsch: „Anatomie de l' Epeire." Ann. Sc. nat. T. XVII. 1884.

8) Balfour: „The anat. a. developm. of Peripatus capensis". Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIII. 1883.

der verschiedenen Darstellung des Neurilemms der Hirudineen [1]) scheint doch auch hier dieselbe Duplizität vorhanden zu sein, wie sie bei vielen wahren Chätopoden festgestellt worden ist. — Daß auch die Mollusken ein ähnliches Verhalten zeigen, glaube ich aus den Beschreibungen VIGNAL's [2]) und BELA HALLER's [3]) schließen zu können. VIGNAL beschreibt Bindegewebszellen zwischen den Ganglienzellen und spricht in den Worten: „Je pense que ces cellules sont une forme simplifiée des cellules araignées des centres nerveux des mammiféres," seine Auffassung dahin aus, daß diese Gebilde den Neuroglia-Zellen der Wirbeltiere gleichzusetzen seien. — HALLER hat deutlich gezeigt, daß die Ganglienzellen von dem Neurilemm versehen werden.

Die peripheren Nerven haben dasselbe doppelte Neurilemm wie der Bauchstrang. Das äußere Neurilemm, der „primären Scheide" HERMANN's entsprechend, ist eine direkte Fortsetzung des Perineuriums des Bauchstranges und umhüllt die Nerven als eine verhältnismäßig starke Membran (Fig. 14 und 15), auf deren äußerer Seite, namentlich in den feineren Nervenästen, oft starke Anhäufungen von Bindegewebskernen zu bemerken sind. — Das innere Neurilemm, HERMANN's „sekundäre Scheide", erscheint als eine direkte Fortsetzung des inneren Neurilemms des Bauchstranges; es dringt in das Innere der Nerven ein und trägt dazu bei, denselben den von HERMANN bei Hirudo beschriebenen gefächerten Bau zu geben, der auch bei beinahe allen Evertebraten vorzuliegen scheint. — Das innere Neurilemm bildet bald stärkere, bald schwächere Septen, welche sich im Nerveninnern derart verzweigen, daß es mir in Wirklichkeit nicht gelang, zu konstatieren, wo die Verzweigungen dieses Neurilemms enden und wo die eigentliche Nervenstützsubstanz, das Spongioplasma, beginnt. — Ich neige der schon von HERMANN, VIGNAL u. a. ausgesprochenen Ansicht zu, daß eine jede Nervenfaser von feinen Neurilemmscheidewänden umgeben wird (siehe später). —

Die Ganglienmassen des Gehirns haben, wie schon angeführt wurde, keine besonderen Scheidewände. Die einzelnen Ganglienzellen liegen im Bindegewebe des Körperparenchyms eingebettet und sind mit einer besonderen Bindegewebsmembran ver-

1) Vergl. LEYDIG, HERMANN, HOFFMANN (Nat. Verh. der Holl. Maatsch. d. Vetensch. 3. D. IV. 1. Stück. 1880), VIGNAL und REMY SAINT-LOUP (Ann. Sc. nat. T. XVIII. 1884) u. a.

2) l. c. pag. 337.

3) Siehe später.

sehen. Im vorderen Rüsselende bei M. Graffi wurde beobachtet, daß die hier lagernden Ganglienzellen sehr oft in einer Vakuole belegen waren und jede mit einer Bindegewebskapsel versehen war [1]). Diese direkte Einbettung der Ganglienzellen des Gehirns in das Körperparenchym ist es, welche mich bezüglich des Ursprungs der Bindesubstanz des Nervensystems stutzig macht. — Gehirn und Schlundring sind ziemlich hoch differenziert und weit vom Ektoderm entfernt. Kann man nun annehmen, daß die Bindesubstanz durch Degeneration verloren gegangen ist? Oder war sie nie vorhanden? Oder kann man hieraus schließen, daß Gehirn und Schlundring aus dem Bindegewebe des Körperparenchyms und nicht aus dem Ektoderm entstehen? Fragen, auf welche eine befriedigende Antwort zu geben jezt kaum möglich ist.

Ganglienzellen.

Im Bauchstrang zeigen die Ganglienzellen eine sehr verschiedene Größe, und es finden sich, wie ich in meiner Arbeit ausführlich gezeigt habe [2]), neben sehr kleinen Zellen auch einige auffallend große. Auch von Wagner hat dies beobachtet und teilt die Ganglienzellen je nach ihrer Größe in zwei Gruppen ein: „in große und kleine" [3]), zwischen denen sich jedoch nach meiner Erfahrung häufig Übergangsformen finden. — Wenn dann von Wagner weiter sagt, daß er „die ersteren stets auf die ventrale Fläche der Bauchganglienmasse beschränkt" fand, so kann ich ihm darin nicht ganz beistimmen, wenigstens habe ich bei den von mir untersuchten Arten große Ganglienzellen sowohl ventral wie dorsal in dem mittleren Längsraum zwischen den beiden Längskommissuren gefunden. Bei M. giganteum und M. gigas war, wie schon erwähnt wurde, ein Paar sehr großer Zellen sogar regelmäßig in dem Raume zwischen den größeren Querkommissuren vorhanden (Fig. 1, g z.") [4]), während auch auf der ventralen Seite große Zellen auftreten (Fig. 8, d.). — Zwar ist bei M. Graffi die Anordnung der großen Zellen minder regelmäßig, doch sind sie auch hier zum Teil dorsal gelegen [5]). — v. Wagner fand für eine seiner großen Zellen „eine Länge von

1) Nansen, loc. cit. pag. 29, Tab. IV, Fig. 6 u. 7.
2) loc. cit. pag. 30.
3) loc. cit. pag. 45.
4) loc. cit. Tab. V, Fig. 11. — Tab. IX, Fig. 3, c [1] Fig. 5, C.
5) loc. cit. Tab. V, Fig. 10.

0,03 mm bei einer Breite von 0,019 mm, während eine andere 0,019 mm in der Länge und 0,016 mm in der Breite maß". — Da einige der von mir untersuchten Myzostomenarten viel größer sind als diejenigen, welche v. WAGNER zu Gebote standen, so war zu erwarten, daß auch die Größe ihrer Ganglienzellen eine bedeutendere wäre; und in der That ist dies der Fall. Wie ich früher angegeben habe, beobachtete ich Zellen von 0,039 mm Breite und mit einem Kern, welcher 0,018 mm im Durchschnitt maß (Kernkörperchen 0,005 mm). Die kleinen Ganglienzellen des Bauchstranges sind von sehr verschiedener Größe; so fanden sich bei M. giganteum Zellen von nur 0,004 — 0,005 mm Breite, mit Kernen von demselben Durchmesser, während sie doch gewöhnlich größer sind und eine Breite von 0,012— 0,015 mm mit einem Kern von 0,008—0,011 mm Durchschnitt besitzen. — Die Kerne variieren minder in der Größe als die Ganglienzellen selbst. So fanden sich Zellen, welche 0,03 mm breit waren und einen Kern von 0,009 mm besaßen, während andere bei einer Breite von 0,014 mm Kerne von ungefähr demselben Durchmesser (also bis 0,014 mm) zeigten. — Kleine Zellen desselben Bauchstranges hatten eine Breite von 0,008 mm und Kerne von gleichem Durchschnitt. In den kleinen Zellen erfüllen die Kerne gewöhnlich ganz das dem Ausläufer entgegengesetzte dickere Ende. — Die Ganglienzellen des Schlundringes und des Gehirnes sind mehr gleichartiger Größe; bei M. giganteum z. B. waren sie im Durchschnitt 0,017 mm breit und besaßen Kerne von 0,008 mm Durchschnitt.

Membran der Ganglienzellen. v. WAGNER scheint der Ansicht zu sein, daß den Ganglienzellen jegliche Hüllen fehlen, wenigstens sagt er bezüglich der großen Zellen: „Eine Zellmembran fehlt, ebenso eine umhüllende Bindegewebskapsel," und spricht damit eine Anschauung aus, welcher ich nicht beipflichten kann. — Vielleicht fehlt eine eigentliche Zellmembran (?), eine Bindegewebskapsel dagegen ist vorhanden, da sowohl große wie kleine Zellen von dem inneren Neurilemm oder der Stützsubstanz mit einer solchen versehen werden. —

Struktur der Ganglienzellen. — Das Zellplasma hat eine feine, spongiöse oder fibrilläre Struktur. Auf Querschnitten zeigt es allerdings ein feinmaschiges Aussehen, welches von der Zellstützsubstanz (Spongioplasma)[1], herrührt. Diese Stützsubstanz bildet aber meiner Meinung nach nicht ein spongiöses Gerüstwerk,

1) LEYDIG: „Zelle und Gewebe." Bonn 1885, pag. 165.

zwischen dessen Maschen sich das weiche Hyaloplasma, — die Nervensubstanz im eigentlichen Sinne — diffus ausbreitet, wie Leydig meint, sondern scheint mir mehr oder minder vollkommene Röhren zu bilden, durch welche das Hyaloplasma zum Teil in Stränge isoliert wird. Namentlich scheint dies der Fall zu sein in dem Ausläufer, welcher auf Längsschnitten eine, wenn auch sehr schwache, so doch deutliche Längsstreifung erkennen läßt. — In der Zelle selbst ist eine Konvergenz der Fibrillen gegen die Ausläufer hin leicht zu konstatieren, jedoch ist das wahre Verhältnis sehr schwer klarzustellen. — Das Zellplasma zeigt zwar auf Querschnitten ein ganz spongiöses Aussehen, allein in einer durch Mazerationsflüssigkeiten isolierten Ganglienzelle erscheint dasselbe mehr fibrillärer Natur. Eine definitive Behauptung will ich bei dieser Gelegenheit über diesen Punkt nicht aufstellen, sondern behalte mir vor, später nach umfassenderen und eingehenderen Untersuchungen darauf zurückzukommen; nur so viel will ich noch darüber bemerken, daß die deutliche Konvergenz der Fibrillen gegen die Austrittsstelle des Ausläufers hin auch für eine mehr fibrilläre und minder diffus-spongiöse Struktur des Hyaloplasmas zu sprechen scheint [1]). v. Wagner sagt, „das Zellplasma ist vorwiegend äußerst feinkörnig, oft indessen auch homogen“, welchen Unterschied ich an mehreren Ganglienzellen nicht gefunden habe. — Die Kerne, welche bezüglich ihrer Größe, wie oben gesagt wurde, nicht so stark wie die Zellen variieren, zeigen gewöhnlich eine ganz deutliche, körnige Chromatinstruktur und besitzen ein, zuweilen auch mehrere Kernkörperchen. — In einigen Fällen habe ich eine direkte Kernteilung beobachtet (Fig. 13), da der Kern sich, wie es scheint, nur durch eine Verlängerung und Abschnürung teilt. Dieser Kernteilung folgt wahrscheinlich auch eine Zellteilung, wenigstens glaube ich eine Tendenz dazu öfter bemerkt zu haben. — Die Kern- und Zellteilung im Nervensystem überhaupt und in demjenigen niederer Tiere besonders ist ja nur wenig bekannt; immerhin erscheint es nicht unmöglich,

---

1) Es muß hier bemerkt werden, daß die Beschreibung der Struktur des Ganglienzellprotoplasmas in meiner früheren Arbeit insofern angefochten werden könnte, als sie sich zum Teil auf die großen Zellen in den Fuß- oder Parapodiendrüsen bei M. Graffi stützt. — Jedoch stimmen, was das vorliegende Problem betrifft, diese Zellen so vollständig mit den Ganglienzellen überein, daß an der Beschreibung nichts Wesentliches geändert zu werden braucht. —

daß ein derartiger Teilmodus Regel ist, wenigstens bei niederen Tieren.

Form der Ganglienzellen.

VON WAGNER sagt, daß die großen Ganglienzellen stets multipolar und auch die kleinen häufig multipolar sind. Das stimmt nicht mit meinen Beobachtungen überein, da ich, auf sie gestützt, als gewöhnliche Form und als Grundform die unipolare Zelle hinstellen muß. — Namentlich habe ich, soweit meine Untersuchungen gehen, die großen Zellen ausgeprägt unipolar gefunden. — Unter den kleinen Zellen wurden mit Sicherheit multipolare Formen konstatiert. — Vorwiegend fanden sich dieselben in dem hinteren Teile des Gehirns, welcher meiner Ansicht nach dem sogenannten „sympathischen“ Teil des Gehirnes vieler Anneliden gleichzustellen ist, während im Bauchstrang nur wenige Zellen mit Sicherheit als multipolar nachgewiesen werden konnten. — Trotz dieser meiner ziemlich negativen Resultate bezüglich der multipolaren Ganglienzellen [1]) möchte ich doch die so bestimmt gemachte Angabe v. WAGNER's nicht geradezu verneinen. Vielleicht läßt sich dieselbe erklären, wenn man bedenkt, daß die von mir beschriebenen Bindegewebskapseln mit ihren Verzweigungen und anastomosierenden Scheidewänden leicht den Zellen ein multipolares Aussehen geben können (Fig. 13), und wenn man sich erinnert, daß VON WAGNER diese Bindegewebskapseln nicht gesehen hat. Wie die Antwort auf diese Frage auch ausfallen mag, so muß ich doch annehmen, daß jede Ganglienzelle, ob unipolar oder multipolar, nur einen, wirklich nervösen Ausläufer besitzt. Haben die Ganglienzellen mehrere Ausläufer, so sind dieselben bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren als sogenannte protoplasmatische Ausläufer aufzufassen, deren Funktion meiner Ansicht nach darin besteht, für eine bessere Ernährung der Zelle Sorge zu tragen. — Da nun die Mehrzahl der Ganglienzellen in der Stützsubstanz außerhalb der fibrillären Masse der Kommissuren (LEYDIG's Punktsubstanz) gelegen ist und stets von Nahrungsflüssigkeit umspült werden kann, so finden sich hier gewöhnlich unipolare Zellen, während die wenigen in der fibrillären Substanz

---

1) Auch BEARD hat multipolare Ganglienzellen beschrieben.

gelegenen Zellen dagegen stets multipolar sind [1]). Wenn man die Frage aufwirft, wie ich diese meine Auffassung der Ganglienzellen stützen kann, und warum ich verneine, daß die protoplasmatischen Ausläufer die Korrespondenz zwischen den einzelnen Zellen vermitteln, so lautet meine Antwort folgendermaßen. Erstens habe ich mich nie von der Verbindung zweier Ganglienzellen durch ihre Ausläufer überzeugen können; sollte dies aber dennoch der Fall sein, so muß ich in erster Linie die Gegenfrage aufwerfen, wie dann eine Korrespondenz zwischen den unipolaren Zellen zustande kommt, und wie es ferner zu erklären ist, daß das Vorkommen der multipolaren Zellen ein verschiedenes ist; denn bisweilen treten sie in einzelnen Tiergruppen, Gattungen oder Arten ungemein zahlreich auf, während sie bei nahe verwandten Tieren in verschwindend kleiner Zahl vorhanden sind [2]). Läßt dieses Verhalten auf eine so wichtige Funktion der protoplasmatischen Ausläufer schließen, und kann man annehmen, daß eine solche Verbindung so ganz nach Belieben abgebrochen werden kann? Oder giebt dieses Verhalten nicht vielmehr eine gute Stütze ab für meine Auffassung? Wie bekannt, hat GOLGI [3]) in Pavia schon längst dieselbe Auffassung für das Nervensystem der Säugetiere ausgesprochen. Meine eigenen Untersuchungen über das Nervensystem niederer Wirbeltiere, besonders der Myxine, haben mich zu gleichen, bemerklichen Resultaten geführt, welche ich demnächst in einer besonderen Arbeit, von Bergen's Museum herausgegeben, zu veröffentlichen gedenke. Meine Präparate, welche durch besondere Färbemethoden (GOLGI's Chrom-Silbermethode) diese Resultate so klar demonstrierten, daß sie meiner Meinung nach keinen Zweifel aufkommen lassen, zeigen, daß von einer Korrespondenz der Ganglienzellen durch die protoplasmatischen Ausläufer bei den untersuchten, und allem Anscheine nach dann auch bei allen Wirbel-

---

1) Ein ähnliches Verhalten zeigt sich auch im Gehirn der Assidien, wie ich feststellen konnte. (Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Vol. XVIII. pag. 215. 1881, und „Bergens Museums Aarsberetning für 1885. pag. 62 und 63).

2) Ihre Anzahl kann sogar bei Individuen derselben Art sehr verschieden sein. Von Interesse sind hier einige Äußerungen VEJDOVSKY's (l. c. pag. 89) bei der Besprechung von Dendrobaena rubicula: „Bei einzelnen Individuen dieser Art kommen zwar die unipolaren Ganglienzellen namentlich in den hinteren Körpersegmenten in der größten Anzahl vor; dagegen findet man andere Exemplare von Dendrobaena, wo die Ganglienzellen nur multipolar sind.

3) GOLGI's Arbeiten siehe Anfang.

tieren keine Rede sein kann. Diese Thatsachen mit dem oben Gesagten im Verein dürften wohl genügen, meine Behauptung, daß ein ähnliches Verhalten sich auch bei den Wirbellosen finde, zu begründen. Die Frage, wie dann die Verbindung zwischen den Ganglienzellen hergestellt wird, werde ich später beantworten. Vorher dürfte es sich empfehlen, den Verlauf der wirklich nervösen Ausläufer oder, wie ich sie der Kürze halber nennen werde: der Nervenausläufer, zu verfolgen, nachdem sie die Zellen verlassen haben. — Die Nervenausläufer lassen sich in zwei verschiedene Gruppen einordnen. Diejenigen der einen Gruppe durchlaufen die fibrilläre Masse des Zentralnervensystems und treten in einen peripheren Nerven ein, dort jeder eine Nervenfaser, oder besser einen Nervenzylinder bildend (Fig. 12). Diejenigen der anderen Gruppe lösen sich, anstatt die fibrilläre Masse zu durchsetzen, in ihr durch Verzweigung in zahlreiche Fibrillen auf und tragen zur Bildung des später zu beschreibenden Fibrillengeflechts bei (Fig. 11). — Je nachdem die Nervenausläufer der ersten oder zweiten Gruppe angehören, lassen sich zwei Typen von Ganglienzellen unterscheiden: erstens solche, deren Ausläufer direkt periphere Nervenzylinder bilden, und denen ich den Namen zylinderbildende Ganglienzellen oder motorische Ganglienzellen beilegen möchte (warum ich den letzteren Namen wählte, werde ich später begründen); zweitens solche Ganglienzellen, deren Ausläufer sich in dem zentralen Fibrillengeflecht auflösen, und welche ich geflechtsbildende oder sensitive Ganglienzellen nennen werde. Die motorischen Ganglienzellen liegen vorwiegend dorsal (Fig. 8, a, b, c, f), die sensitiven dagegen vorzugsweise ventral (Fig. 8, e, z^3, d, z^2). Wie kommt nun zwischen diesen Zellen die Korrespondenz zustande? Für die geflechtsbildenden Zellen untereinander läßt sich eine Verbindung leicht denken, denn sie sind durch das Fibrillengeflecht innig verbunden, anders aber steht es mit den zylinderbildenden Zellen. Wie ich nun bemerkt zu haben glaube, geben die Nervenausläufer dieser Zellen auf ihrem Weg durch die fibrilläre Zentralmasse feine Seitenäste ab. An jeder Stelle, wo ein solcher Ast abgegeben wird, zeigt der Nervenausläufer eine kleine seitliche Auftreibung, wie sie in Fig. 27 dargestellt ist. Durch diese Seitenäste würden also auch die zylinderbildenden Zellen mit dem zentralen Fibrillengeflecht in Verbindung gesetzt, und daraus folgt, daß durch das Fibrillengeflecht eine Korrespondenz zwischen den Nervenausläufern beider Ganglienzellentypen her-

gestellt wird, also keine direkte Verbindung zwischen den Ganglienzellen selbst besteht. — Wie ich später ausführen werde, scheinen mir diese Verhältnisse von größtem Interesse für die Bestimmung der physiologischen Bedeutung der Ganglienzellen zu sein.

Die fibrilläre Masse (Leydig's Punktsubstanz).

Jeder, welcher sich nur ein wenig mit dem Studium der Histologie des Evertebratennervensystemes beschäftigt hat, wird zugeben, daß in der Streitfrage nach dem feineren Bau der fibrillären Masse oder der sogenannten Leydig'schen Punktsubstanz das letzte Wort noch nicht gesprochen ist. Nachdem viele Autoren, wie Hermann [1]), H. Schultze [2]) u. a. Leydig's Darstellung bestritten haben, erscheint Leydig mit dem Buch: „Zelle und Gewebe" (Bonn 1885) auf dem Plan, in welchem er seine frühern Behauptungen über die Punktsubstanz, allerdings modifiziert, dann aber sagt [3]): „Die jetzt möglichen Vergrößerungen lassen aber finden, daß das „Streifige" von Längszügen eines schwammigen Gerüstes herrührt und das „Körnige" auf die Knotenpunkte eines feinen Zwischennetzes zu denken ist. Die Haupt- und Längszüge des Maschenwerkes rufen die Abgrenzung in „Fibrillen" hervor, aber zwischendurch zieht ein zartes Schwammgefüge, in dessen Räumen die homogene, eigentliche Nervensubstanz enthalten ist. — Die „Fibrillen" Hermann's sind Teile des Gerüstes, Haupt- oder Längszüge des Maschenwerkes, welches erst die eigentliche Nervensubstanz einschließt". Diese Äußerungen eines hochverdienten Forschers sind so bemerkenswert, daß sie gewiß die größte Aufmerksamkeit auf sich lenken müssen. — In jüngster Zeit sind zwei bemerkenswerthe Arbeiten des ungarischen Forschers Bèla Haller erschienen, auf welche ich jedoch, wie auf die übrige Literatur, erst zurückkommen werde, wenn ich meine Befunde bei den Myzostomen dargelegt habe.

Die peripheren Nerven.

Der Einfachheit wegen soll zuerst die Struktur der Nerven besprochen werden. Die Nervenfasern, welche die peripheren Nerven

---

1) l. c.

2) H. Schultze: „Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen". Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. 1879.

3) l. c. p. 166.

bilden, haben eine Röhrenstruktur; sie bestehen aus einer inneren weichen Substanz, der eigentlichen, von LEYDIG Hyaloplasma genannten Nervensubstanz, welche in Kanäle oder Röhren einer derberen Stützsubstanz, dem Spongioplasma LEYDIG's, eingeschlossen ist. Auf Längsschnitten namentlich mit Osmiumsäure und Haematoxylin behandelter Präparate zeigen die Nerven eine deutliche Längsstreifung (Fig. 14), welche durch die von dem Spongioplasma gebildeten Scheidewände dadurch hervorgerufen wird, daß sie sich als stärker gefärbt von dem heller gebliebenen Hyaloplasma gut abheben. — Daß das Spongioplasma eine Röhre bildet, ist aus Fig. 14 a. leicht ersichtlich, welche einen gebogenen und dadurch halb quergeschnittenen Nerven zeigt, an welchem die schräggeschittenen Röhren oder Kanäle sich deutlich als Netz mit ovalen, längsgestreckten Maschen darstellt. — Ob diese Spongioplasmaröhre nur eine Neurilemmbildung ist, wie HERMANN in seiner ausgezeichneten Beschreibung des Nervensystems von Hirudo [1]) meint, oder ob es nicht wenigstens teilweise ein eigenes, durch Absonderung von den Nervenfasern entstandenes Gebilde ist, wage ich vorläufig nicht bestimmt zu entscheiden. — Der Querschnitt eines Nerven (Fig. 15) läßt die intensiv gefärbten Spongioplasmaröhren leicht erkennen; dieselben haben hier das Aussehn eines zusammenhängenden Netz- oder Gerüstwerkes, welches den ganzen Nervendurchschnitt erfüllt, und welches mit den Maschen der Bindegewebssepten des Neurilemms (s) so innig verbunden scheint, daß es sehr schwer zu sagen ist, wo das eine aufhört und das andere anfängt. Wie ich schon oben ausgesprochen habe, bin ich der Ansicht, daß sich das Neurilemm wirklich bei der Bildung der Röhren beteiligt. — Diese röhrenförmigen Nervenfasern sind meiner Meinung nach den gewöhnlichen Nervenfasern der Wirbeltiere gleich, nur ist zu bemerken, daß die letzteren mehr differenziert sind. Den von dem Spongioplasma umhüllten Hyaloplasmastrang in der Nervenfaser der Wirbellosen möchte ich als „Nervencylinder" bezeichnen; derselbe würde also das Homologon des Achsencylinders sein, wie schon WAGNER [2]), WALDEYER [3]), LEYDIG u. a. ausgesprochen haben. —

Was den feineren Bau dieses Nervencylinders anbetrifft, so kann

1) loc. cit. pag. 51. —

2) WAGNER: „Göttinger Nachrichten." 1850. N. 59.

2) WALDEYER: „Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Achsencylinders bei Wirbellosen und Wirbeltieren etc.". Zeitschr. f. ration. Medic. 3 Reihe. XX 1863.

ich nichts mit Sicherheit behaupten. — Auf Längsschnitten am Nervencylinder glaube ich eine sehr zarte Längsstreifung bemerkt zu haben, wie sie schon in den Ausläufern der Ganglienzellen zu sehen war (Fig. 17). Diese Streifung rührt wahrscheinlich von einem sehr feinen Spongioplasmagefüge her, welches ich auf Querschnitten als ein zartes Netz gesehen zu haben glaube. Dieses Gefüge kann aber kaum einen so ganz schwammigen Bau haben, wie LEYDIG zu vermuten scheint, da es sonst schwerlich eine Längsstreifung hervorzubringen im stande sein würde, vielmehr bin ich der Ansicht, daß es durch Bildung sehr feiner Röhrchen dazu beiträgt, das Hyaloplasma des Nervencylinders, wenn auch vielleicht nur teilweise, in außerordentlich feine Stränge oder Fibrillen zu spalten. Diese Fibrillen würden den von HERMANN und SCHULTZE beschriebenen Primitivfibrillen nahe stehen. — Nie ist es mir gelungen, mich von einer punktierten Beschaffenheit der Nervenfaserquerschnitte zu überzeugen; zwar zeigen die Nerven im Querschnitt stets ein punktiertes Aussehen, allein die dunklen Punkte finden sich meist nur in den Spongioplasmascheidewänden und lassen sich entweder als Knotenpunkte derselben, namentlich da, wo sich mehrere Scheidewände verbinden, oder als geronnenes Hyaloplasma, welches an den Scheidewänden anklebt, deutlich erkennen. — Zwar habe ich auch dunkle Punkte in dem Nervencylinder gesehen, jedoch waren dieselben so unregelmäßig, daß ich es für wahrscheinlich halten muß, daß sie durch Gerinnung des Hyaloplasma entstanden sind.

Die Nervencylinder zeigen eine verschiedene Dicke; so habe ich z. B. Nervencylinder von 0,001 bis 0,006 mm Durchmesser in demselben Nerven beobachten können.

Die centrale Fibrillenmasse (Punktsubstanz der beiden Längskommissuren)

setzt sich aus zwei Hauptbestandteilen zusammen: aus durchlaufenden Nervencylindern und einem durch die ganze Masse ausgebreiteten Fibrillengeflecht. Im Durchschnitt hat die Centralmasse ein ziemlich schwammiges Aussehen, aber bei näherer Untersuchung zeigt sich, daß dieses Aussehen demjenigen überschnittener Nerven sehr ähnlich ist, nur daß die Maschen des Netzwerkes viel feiner sind. — (Am besten lassen sich diese Verhältnisse an einer Serie von Querschnitten durch die Ursprungsstelle eines Nerven untersuchen). — Ich

schließe nun, daß die Maschen ebenso wie in den Nerven von den stärker gefärbten Spongioplasmascheidewänden herrühren und daß dadurch auch hier das Hyaloplasma in Stränge oder Fibrillen isoliert wird. Der Verlauf der dickeren Stränge, welche die durchlaufenden Nervencylinder repräsentieren, ist oft leicht zu verfolgen, namentlich sind sie zahlreich auf Quer- und Horizontalschnitten nach den Abgangsstellen der Nerven verlaufend zu beobachten. — Sie kommen von Ganglienzellen oder von den Querkommissuren her und gehen entweder durch die Längskommissuren in die Nerven hinein oder lassen sich die ganzen Längskommissuren entlang verfolgen und treten dann oft in geringer Zahl in die Schlundkommissuren ein. — Diese letzteren Nervencylinder finden sich besonders zahlreich auf der inneren dorsalen Seite jeder Längskommissur vereinigt (Fig. 1) und sind von auffallender Dicke, wodurch sie auch auf Querschnitten leicht erkennbar werden (Fig. 8 lc.)[1]). Eine geringere Zahl dünnerer, längsverlaufender Nervencylinder finden sich auf der äußeren Seite jeder Längskommissur in gleicher Höhe mit den Ursprungszellen der peripheren Nerven (Fig. 1). — Die Bedeutung der längsverlaufenden Nervenglieder ist augenscheinlich dieselbe wie diejenige der längslaufenden Nervenfasern im Rückenmark der Wirbeltiere. — Zwischen den durchlaufenden Nervencylindern und in der gesamten centralen Masse breitet sich ein mächtiges Geflecht feiner Cylinder oder Fibrillen aus. Dieselben bilden jedoch, wie ich oben ausführte, kein wirkliches Netzwerk, sondern ein kompliziertes Geflecht; daß sie wie ein Netzwerk aussehen, verursacht die Färbung des Spongioplasma. Die Fibrillen, welche dieses Geflecht bilden, sind zum Teil Seitenäste derjenigen Zellenausläufer, welche direkt in periphere Nervenglieder übergehen, zum Teil Zweige derjenigen Zellenausläufer, welche sich gänzlich in diesem Geflecht auflösen, zum Teil endlich — wie ich später zeigen werde — Wurzeln derjenigen Nervenfasern, welche aus diesem Geflecht entspringen.

Der Ursprung der peripheren Nervencylinder ist von zweierlei Art. Entweder gehen sie direkt von den Ganglienzellen aus und sind, wie oben beschrieben wurde, eine direkte Fortsetzung der Nervenausläufer oder

1) Nansen, l. c. Tab. V, Fig. 10, 12 d; 16 und Tab. IX, Fig. 4 lt.

sie entspringen nur in dem Fibrillengeflecht (Fig. 8, pc.), indem mehrere Fibrillen des Geflechtes sich zu einem peripheren Nervencylinder vereinigen. Die erste Art von Nervencylindern entspringen, wie es scheint, vorzugsweise dorsal von den dort gelegenen Ganglienzellen, während die zweite Art ihren Ursprung vorzugsweise ventral nimmt (Fig. 8). — Die Nervenfasern der Nerven teilen sich bei ihrem Eintritt in die Fibrillenmasse der Längskommissuren allem Anschein nach in zwei Hauptbündel, ein dorsales und ein ventrales; es kann also auch hier von dorsalen und ventralen Nervenwurzeln gesprochen werden, wie sie Hermann für Hirudo beschrieben hat. Die mehr dorsal entspringenden Nervencylinder will ich als motorische, die mehr ventral entspringenden als sensitive Nervencylinder bezeichnen.

Zum Schluß möge es mir noch gestattet sein, mich mit einigen Worten über den Bau der intermediären Nerven zu äußern, zumal derselbe von besonderem Interesse ist. — Der intermediäre Nerv besteht aus einigen wenigen groben längslaufenden Nervencylindern, die durch eine starke, bindegewebsähnliche Masse getrennt und umschlossen sind. Septen, sowohl als Scheide werden namentlich von innerem Neurilemm gebildet. — Hier und da geben die Nervencylinder in einer Seitenkommissur zarte Aste ab, welche sie mit dem Fibrillengeflecht der Längskommissuren in Verbindung setzen. — Diese Aste haben die gewöhnlichen Röhrenstruktur der Nervenfasern; jeder derselben steht nur mit einem Nervencylinder der intermediären Nerven in Verbindung, was namentlich auf Querschnitten leicht zu beobachten ist (Fig. 16). Diese Nervencylinder der intermediären Nerven können als ein sehr gutes Beispiel dienen, um zu zeigen, daß Nervencylinder keinen isolierten Weg durch das centrale Nervensystem zurücklegen, sondern, daß sie dort, wo sie nicht durch das fibrilläre Geflecht gehen, durch Seitenäste mit demselben in Verbindung stehen.

Anhang.

Allgemeine Betrachtungen über die Histologie des Centralnervensystemes im Tierreiche.

Es sei mir gestattet, zum Schluß eine kurze Übersicht derjenigen Resultate meiner Untersuchungen zu geben, welche an allgemeine Fragen über den Bau des Nervensystemes im Tierreiche anknüpfen. — Obschon LEYDIG in seiner interessanten Arbeit: „Zelle und Gewebe" seiner Ansicht über die verschiedenen Arten der Ganglienzellen und Nervenfasern der Wirbellosen an keiner Stelle ausdrücklich Worte leiht, so glaube ich ihn doch nicht mißverstanden zu haben, wenn ich annehme, daß auch er zwei Arten von Ganglienzellen wie von Nervenfasern bei Wirbeltieren und bei Wirbellosen gefunden hat. — Bei der Besprechung des Nervensystemes der Wirbeltiere sagt er selbst [1]): „Die Fortsätze der Ganglienkugeln gehen dort nicht unmittelbar in Nervenfasern über, sondern nachdem sie sich in fibrilläre Punktmasse aufgelöst haben, verschmelzen sie mit der molekulären grauen Substanz. Daneben kommt es aber auch so gut wie bei Wirbellosen vor, daß einzelne Fortsätze von Ganglienkugeln sich sofort zum Achsencylinder der markhaltigen Nervenfasern gestalten." LEYDIG scheint dabei die Meinung zu hegen, daß die letzterwähnte Ursprungsweise der Nervenfasern bei Wirbellosen nur sehr selten auftritt, und daß nur die bei dem Austritt der Nerven peripherisch gelegenen Ganglienzellen derartige Ausläufer haben. Auch LEYDIG's Ansicht über die Struktur der Punktsubstanz kann ich nicht ganz zustimmen; warum, soll später näher erörtert werden. — Ungefähr gleichzeitig mit meiner Arbeit über die Anatomie der Myzostomen erschien eine sehr bemerkenswerte Arbeit BÉLA HALLER's über das Nervensystem der Rhipidoglossen [2]), in welcher

1) loc. cit. p. 178.

2) B. HALLER: „Untersuchungen über marine Rhipidoglossen II". Morph. Jahrb. XI. 1885. p. 321—436.

dieser verdiente Forscher zu Resultaten gelangt, welche in mehreren Punkten mit den meinigen in überraschend schöner Weise übereinstimmen. — Wie ich schon an anderer Stelle erwähnt habe [1]), hat auch HALLER eine zweifache Ursprungsweise der peripheren Nervenfasern beobachtet, entweder unmittelbar aus Ganglienzellen oder aus dem „Nervennetz", welche Beobachtungen sich mit meinen Resultaten [2]) decken. — In anderen und zwar wichtigen Beziehungen stimmen aber die Ansichten HALLER's nicht mit den meinigen überein. Über die Struktur der Punktsubstanz ist HALLER zu einer anderen Auffassung gelangt als ich, wenn er ein retikuläres Fibrillennetz beschreibt, in welchem die Verzweigungen der Ganglienzellenausläufer und die Verästelungen der Fibrillen anastomosieren und wirkliche Maschen bilden, so daß ein zusammenhängendes, schwammiges Netzwerk entsteht, welches sich durch die ganze fibrilläre Masse hindurch ausbreitet. — Vergleicht man jedoch die äußerst sorgfältigen Abbildungen HALLER's [3]) mit denjenigen von LEYDIG [4]) und von mir [5]), dann ist leicht ersichtlich, daß das, was HALLER als Fibrillennetz beschreibt, von LEYDIG und mir als Spongioplasmagebilde aufgefaßt wird. Drei verschiedene Beobachter haben demselben Gebilde drei verschiedene Deutungen gegeben. Auch was die Entstehung dieses Gebildes (Nervennetz HALLER's, Geflechtwerk NANSEN's) betrifft, stimmen HALLER und ich nicht überein. — Nach HALLER's Ansicht nehmen, mit Ausnahme derjenigen Ausläufer, welche in Nervenfasern übergehen oder mit denjenigen anderer Zellen anastomosieren oder korrespondieren, alle Ausläufer der multipolaren Zellen an der Bildung dieses Nervennetzes teil, eine Ansicht, welcher ich nicht beipflichten kann, welche jedoch, wie HALLER erwähnt, schon GERLACH [6]) in seiner

---

1) Fr. NANSEN: „Forelöbig Meddelelse om Undersögelser over Centralnervensystemets histologiske Bygning hos Ascidierne samt hos Myxine glutinosa". Bergens Museums Aarsberetning for 1885, p. 76.

Ibid.: „Preliminary communication on some investigations upon the histological structure of te central nervous system in the Ascidia and in Myxine glutinosa." Translated by W. S. DALLAS, F. L. S. in: The Annals and Mag. Nat. Hist. 1886, p. 224.

2) Ibid. loc. cit. pag. 34 u. 75.

3) l. c. Fig. 17, 36, 37 etc.

4) l. c. Tab. VI, Fig. 132.

5) l. c. Tab. IX, Fig. 4 u. 5.

6) J. GERLACH: „Von dem Rückenmark", in STRICKER, „Handbuch der Lehre von den Geweben". Leipzig 1872, pag. 684.

Beschreibung des Rückenmarkes der Wirbeltiere ausgesprochen hat. — Der dritte Punkt, über welchen HALLER und ich verschiedener Meinung sind, resultiert aus seiner Behauptung, daß die Ganglienzellen durch direkte Anastomosen in Verbindung stehen sollen. — Zwar habe ich meine Untersuchungen, die Histologie des Nervensystemes betreffend, noch nicht auf Mollusken ausgedehnt, allein ich glaube annehmen zu dürfen, daß es sich hier um Verhältnisse sehr allgemeiner Natur und Verbreitung handeln muß, und daß ein Schluß von den Verhältnissen, wie ich sie bei den von mir untersuchten Tiergruppen gefunden habe, auch auf die Mollusken nicht zu gewagt erscheinen kann. — Ich muß daher konstatieren, daß in dem Nervensystem der von mir untersuchten Tiere keine Anastomosen beobachtet wurden, welche zweifellos und sicher als solche zu erkennen waren[1]). Was endlich die vielen von HALLER beschriebenen Kernausläufer betrifft, so will ich bemerken, daß in einzelnen Fällen auch mir ähnliche Bilder vorgekommen sind, daß dieselben jedoch immer als durch optische Täuschung oder als künstlich hervorgerufen erkannt wurden. — Vor kurzem ist nun abermals eine kurze Abhandlung HALLER's[2]) erschienen, in welcher er seine früheren Anschauungen aufrecht erhält und zugleich eine kurze Übersicht über die an anderen Tiergruppen (Anneliden, Arthropoden, Wirbeltiere) gewonnenen Resultate giebt. Überall findet er Bestätigung seiner Ansichten, nur weichen das Nervensystem der Anneliden und Wirbeltiere einerseits von demjenigen der Mollusken andererseits insofern ab, als bei ersteren an dem Aufbau der Punktsubstanz auch ein bindegewebiges Netz Anteil nimmt, während dies bei letzteren nicht der Fall ist, sondern die „Punktsubstanz ausschließlich von Fortsätzen der Ganglienzellen gebildet“ wird. — Bei den Mollusken sind „aber sehr primäre Verhältnisse, denn bei den Medusen nimmt Bindegewebe an der Bildung des Nervenringes ebensowenig wie bei anderen Cölenteraten Anteil“. — Auch meiner Arbeiten thut B. HALLER Erwähnung, und da er nach seiner eigenen Angabe des Nor-

1) NANSEN l. c. pag. 63—64, 74—75. — Ann. and Mag. Nat. Hist. 1886, pag. 215—223.

2) B. HALLER: „Über die sogenannte LEYDIG'sche Punktsubstanz im Centralnervensystem“. Morph. Jahrb., Bd. XII, pag. 325—332, 1886.

wegischen nur wenig kundig ist, hat er sich in den Hauptsachen an einen Brief gehalten, in welchem ich ihm über die Punkte, bezüglich deren ich anderer Ansicht bin als er, kurz referierte. Leider trägt augenscheinlich die Kürze meines Briefes Schuld, daß B. Haller meine Ansichten über das centrale Geflecht und die Nervenausläufer nicht ganz korrekt aufgefaßt hat, wie aus der später folgenden Darstellung hervorgehen wird. — Ich will nicht tiefer in die sehr umfangreiche Litteratur über das Nervensystem der Wirbellosen eindringen, wie dies schon oft und gut von anderen Autoren gethan worden ist, nur zwei Arbeiten möchte ich noch in Erinnerung bringen, weil die in denselben niedergelegten Resultate sich mit den meinigen decken. — Solbrig[1]) hat in dem Nervensystem der Gastropoden keine direkten Anastomosen zwischen zwei Ganglienzellen beobachtet; auch haben nach ihm die Nervenfasern eine doppelte Ursprungsweise, entweder eine direkte, wenn sie unmittelbar von Zellausläufern gebildet werden, oder eine indirekte, wenn sie aus einer granulierten, fein fibrillären Masse entstehen, in welche sich die Ausläufer von Ganglienzellen auflösen. — Endlich will ich noch eines Verfassers erwähnen, dessen Arbeiten gerade hier von größtem Interesse sein müssen, nämlich des hervorragenden Nervenhistologen Camillo Golgi[2]) in Pavia, dessen epochemachende Befunde gerade nicht so allgemein bekannt zu sein scheinen, als sie verdienen. Was die

---

1) Solbrig: „Über die feinere Struktur der Nervenelemente bei den Gastropoden“. München 1870.

2) C. Golgi: „Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistemo nervoso (con 24 tavole)“. Milano 1886.

Ibid.: „Recherches sur l'histologie des centres nerveux.“ Arch. de Biol. T. III (1883), IV (1883) und VII (1886).

Ibid.: „Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistemo nervoso“. Mem. prem. d. R. Istit. Lombardo. Rivista di Frenatria e di Medic. leg. Reggio Emilia 1883.

Ibid.: „Considérations anatomiques sur la doctrine des localisations générales“ (Resumé de l'auteur). Arch. Ital. Biol. T. II. — Gazetta degli Ospitali III, No. 61—64, 67, 69—72.

Ibid.: „Origine du tractus olfactorius et structure des lobes olfactifs de l'homme et d'autres mammuifères“. Arch. Ital. Biol. T. I, 1882, p. 454.

Ibid.: „Sull' origine centrale dei nervi. Giornale internaz. d. Scienze med. 1881, pag. 15.

Ibid.: „Studi istologici sul midollo spinale“. Arch. Ital. p. l. mal. nerv. 1881, pag. 155—165.

Feinheit, Zuverlässigkeit und Schönheit der Untersuchungsmethoden Golgi's betrifft, so lassen dieselben alle bisher in der Nervenhistologie angewandten weit hinter sich zurück und haben infolgedessen auch zu so überraschenden Resultaten geführt. — Ich habe das Glück gehabt, Golgi's eigene Präparate einsehen zu können, welche mir bei meiner Anwesenheit in Pavia im Jahre 1886 mit größter Liebenswürdigkeit zur Disposition gestellt wurden. — Selbst habe ich dann die Golgi'schen Methoden oder Modifikationen derselben bei verschiedenen Tieren mit großem Erfolg angewandt, selbst bei einem so tiefstehenden Tiere, wie Myxine, erhielt ich im Gehirn und Rückenmark die deutlichsten Reaktionen und kann nur sagen, daß zur Zeit keine andere Methode auch nur annähernd soviel zu leisten imstande ist oder als Ersatz dienen könnte. — Golgi's Befunde wurden namentlich von Livio Vincenzi[1]) und Romeo Fucari[2]) bestätigt; letzterer hat auch kürzlich sehr interessante Mitteilungen über seine Untersuchungen am Gehirn der Knochenfische (Tinca vulgaris)[3]) veröffentlicht, welche ebenfalls Golgi's Anschauungen bestätigt.

Struktur der Nervenfaser.

Die Nervenfasern, dünne und dicke, centrale und periphere, sind immer als Röhrchen zu betrachten, welche aus einer äußeren, derberen Scheide oder Hülle und einer in dieser eingeschlossenen inneren, halbflüssigen, ölartigen Substanz zusammengesetzt sind. Die Hülle besteht aus dem Leydig'schen Spongioplasma, die innere Substanz entspricht seinem Hyaloplasma. In den markhaltigen Fasern der Wirbeltiere scheint noch ein dritter Bestandteil, das Mark, hinzuzukommen. Das Hyaloplasma zeigt meiner Auffassung nach sowohl bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren (Achsencylinder) eine schwache Längsstreifung. Bei

1) L. Vincenzi: „Sulla morfologia cellulare del midollo allungato e istmo dell'encefalo". Mem. d. R. Acc. d. Sc. d. Torino, Ser. II, Tome XXXVII.

Ibid.: „Note histologique sur l'origine reelle de quelques neufs cérébraux". Arch. Ital. Biol., T. V, 1884, pag. 109.

2) R. Fucari: „Sull'origine delle fibre nervose nel strato molecolare delle circonvoluzioni cerebellari dell'uomo". Att. d. R. Acc. d. Sc. d. Torino, Vol. XIX, 1883.

3) Ibid.: „Ricerche intorno alla fina anatomia dell'encefalo dei Teleostei". Boll. Scient. No. 2, 1886.

den gewöhnlich angewandten Methoden (Chromsalz-Osmiumsäure-Behandlung etc.; Karmin-, Hämatoxylin-, Anilinfarben) färbt sich sowohl bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen vorzugsweise die Spongioplasmascheide der Fasern, während das Hyaloplasma hell und ungefärbt bleibt. Daher zeigen auch die Querschnitte peripherer Nerven sowie centraler Fibrillenmasse, namentlich bei Wirbellosen, eine in die Augen fallende Netzstruktur. Denkt man sich viele solcher Röhrchen mit gefärbten Scheiden so dicht aneinander gelagert, daß die Scheiden verschmelzen, dann muß auf dem Querschnitt eine netzförmige Struktur, auf dem Längsschnitt eine Längsstreifung zu sehen sein. Denkt man sich nun aber ein filzartiges Geflecht solcher sehr feiner Röhrchen, dann muß ein Schnitt durch diese Masse ein Netzwerk zeigen, dessen Maschen den Durchschnitten der Röhrchen entsprechen, also ein Bild, wie es nach Leydig, Haller u. a. Schnitte durch die fibrilläre Masse (Leydig's Punktsubstanz) des centralen Nervensystems darbieten. Über die Zuverlässigkeit dieser Verhältnisse der Nervenfasern oder Röhren der peripheren Nerven wie der centralen fibrillären Masse habe ich mich bei den nicht wenigen verschiedenen, von mir untersuchten Tieren so vollkommen überzeugen können, daß ich keine Zweifel mehr hegen kann. Zwar habe ich Mollusken bisher nicht in das Bereich meiner Untersuchungen gezogen und kann mich daher nicht direkt gegen die von Haller gegebene Beschreibung aussprechen, doch finde ich a priori keinen Grund, anzunehmen, daß diese Tiere andere Verhältnisse darbieten sollten, wenn es auch nicht unmöglich erscheint, daß ein inneres Bindegewebsnetz fehlt und im großen und ganzen primitivere Verhältnisse vorhanden sind; auch muß ich hervorheben, daß vielleicht das von Haller beschriebene Bindegewebsnetz und das von mir beobachtete Spongioplasmanetz zwei verschiedene Bildungen sein können[1]). Die fibrilläre Masse (Leydig's Punktsubstanz) wird also nach meiner Auffassung bei Wirbellosen und Wirbeltieren weder von einer spongiösen Masse im Sinne Leydig's, noch von einem retikulären Netz im Sinne Haller's gebildet, sondern von einem filzartigen, dichten Geflecht feinster Nervenfasern oder Nerven-

1) Daß auch bei Mollusken ein inneres Neurilem, dem von mir beschriebenen entsprechend, vorhanden ist, wenigstens in ihren peripheren Nerven, ist aus den Beobachtungen Vignal's (l. c.) u. a. leicht ersichtlich.

röhrchen, in welchem viele durchlaufende Nervenfasern, gröbere und feine, hinziehen. — An der Bildung dieses centralen Nervengeflechts beteiligen sich, wie auch Golgi für die Wirbeltiere gefunden hat, folgende Teile:

1) die Seitenfibrillen derjenigen Nervenfortsätze (der Ganglienzellen des ersten Typus), welche direkt in einen peripheren Nerven- oder Achsencylinder übergehen;
2) die sämtlichen Äste derjenigen Nervenfortsätze (der Zellen des zweiten Typus), welche sich vollständig in dem Geflecht auflösen;
3) die Seitenfibrillen der peripheren Nerven- oder Achsencylinder, welche in der unter 1 angegebenen Weise entspringen;
4) die Fibrillen derjenigen Nerven- und Achsencylinder, welche in toto aus dem centralen Geflecht entspringen; und endlich
5) die Seitenfibrillen der längsverlaufenden, centralen Nerven- oder Achsencylinder, wie der im intermediären Nerven verlaufenden.

Die Ganglienzelle.

Die von Golgi gemachten diesbezüglichen Beobachtungen glaube ich in ihren Hauptzügen sowohl für Wirbeltiere wie für Wirbellose bestätigen zu können. — Es lassen sich zwei Arten von Zellenfortsätzen unterscheiden: protoplasmatische Fortsätze (Golgi's prolungamenti protoplasmatici), welche zur Ernährung der Zelle dienen, und nervöse Fortsätze (Golgi's prol. nervosi oder prol. fungionali), welche nervöse Funktion besitzen. — Jede Ganglienzelle besitzt einen, aber nur einen Fortsatz der letzten Art; ist eine Zelle multipolar, so sind alle übrigen Fortsätze protoplasmatischer Natur. Die protoplasmatischen Fortsätze verzweigen sich zwar, aber anastamosieren nicht, dienen also nicht zur Korrespondenz zwischen den einzelnen Zellen. — Von der Richtigkeit dieses Verhaltens habe ich mich namentlich bei Wirbeltieren, besonders am Rückenmark von Myxine, durch Anwendung der prächtige Resultate liefernden Golgi'schen Silbermethode eklatant überzeugen können, wie meine demnächst erscheinende Abhandlung darüber zeigen wird. Die protoplasmatischen Fortsätze treten hier in der klarsten Weise gefärbt oft in erstaun-

licher Anzahl auf; doch habe ich keine einzige Anastomose mit Sicherheit entdecken können, trotzdem ich viele hundert Präparate danach durchsucht habe[1]). — Die protoplasmatischen Fortsätze gehen beinahe immer bis zum peripheren Rand, um dort zu enden. Für die Wirbellosen habe ich zwar eine so sicher funktionierende Untersuchungsmethode nicht gefunden, doch glaube ich durch die angewandten Methoden zu den gleichen Resultaten gekommen zu sein. — Schon a priori muß ich annehmen, daß nur wenig für eine Korrespondenz der Zellen durch die protoplasmatischen Ausläufer spricht, denn wie läßt sich bei dieser Voraussetzung eine Korrespondenz der unipolaren Zellen denken? Wie schon oben erwähnt, sind es namentlich die tiefer im centralen Nervensystem gelegenen Zellen, welche multipolar sind, so z. B. im Gehirn der Ascidien und im Bauchmark der Myzostomen, während die oberflächlich gelegenen Zellen unipolar sind, weil sie mit der das Nerensystem umspülenden Ernährungsflüssigkeit leicht in Berührung kommen.

Nach der Art der nervösen Fortsätze lassen sich zwei Typen von Ganglienzellen unterscheiden, wie schon Golgi angegeben hat:

1) Ganglienzellen, deren nervöser Fortsatz abwechselnd feine, sich verzweigende und im fibrillären Geflecht verlierende Seitenäste abgiebt, aber seine Individualität nicht verliert, sondern sich in den Achsencylinder einer Nervenfaser umwandelt;
2) Ganglienzellen, deren Nervenfortsatz sich in verwickelter Weise verzweigt und vollständig in der Bildung des fibrillären Geflechtes aufgeht.

Die Nervenfaser. Ursprung und Verlauf.

Die Nervenfasern zerfallen nach ihrem Ursprung ebenfalls in zwei Kategorien, entsprechend den zwei Typen von Ganglienzellen:

---

1) Ich kann nicht eindringlich genug davor warnen, sich durch anscheinende Anastomosen täuschen zu lassen. Oft glaubte ich Anastomosen gefunden zu haben, aber fast immer erwiesen sich dieselben bei der Untersuchung mit stärksten Vergrößerungen (Zeiss, homog. Imm. $^1/_{18}$) als Trugbilder. Ich will nicht in Abrede stellen, daß Anastomosen zwischen zwei Ganglienzellen vorhanden sein können, da ich selbst in ganz vereinzelten Fällen zweifelhaft geblieben bin, doch glaube ich, daß solche Anastomosen als Überbleibsel von Zellteilungen aufgefaßt werden müssen.

1) Nervenfasern, welche eine direkte Fortsetzung des nervösen Fortsatzes einer Ganglienzelle des ersten Typus sind und feine Seitenäste an das Nervengeflecht abgeben;
2) Nervenfasern, welche mit keiner Ganglienzelle in direkter Verbindung stehen, sondern durch Vereinigung vieler feiner Nervenfasern aus dem Nervengeflecht entstehen.

Keine dieser peripheren Nervenfasern hat also einen isolierten Verlauf. Doch auch die centralen Nervenfasern — d. h. diejenigen, welche in der centralen Fibrillenmasse längs verlaufen — sind nicht isoliert, sondern geben wenige zarte Seitenfibrillen ab, welche sich in dem Fibrillengeflecht verlieren. — In der angegebenen Weise kommt also aus diesen Bestandteilen bei Wirbeltieren und bei Wirbellosen das centrale Nervengeflecht zustande, welches die Korrespondenz zwischen den Nervenfasern oder den Nervenfortsätzen vermittelt. Die Ganglienzellen stehen also nicht in direkter, sondern nur in indirekter, durch die Nervenfortsätze vermittelter Verbindung.

Wirft man nun endlich die Frage auf, ob der oben angegebene morphologische Unterschied der Ganglienzellen und Nervenfasern auch auf einen physiologischen Unterschied schließen läßt, so muß, wenigstens was die Wirbeltiere betrifft, diese Frage mit ja beantwortet werden. — Schon Golgi und die nach seinen Methoden arbeitenden Forscher Vincenzi und Fucari haben nachgewiesen, daß die Ganglienzellen, deren Nervenfortsätze direkt Achsencylinder bilden, allem Anschein nach m o t o r i s c h e sind. Dies läßt sich am besten dort demonstrieren, wo diese Zellen, wie im Rückenmark, oft mit den Nervenfasern der vorderen Nervenwurzeln in direkter Verbindung stehen, was Golgi in jüngster Zeit bei neugeborenen Katzen bis zur Evidenz erwiesen hat. Auf dieselbe Weise läßt sich unschwer nachweisen, daß die durch die hinteren Nervenwurzeln eintretenden Nervenfasern sich verzweigen, ihre Individualität verlieren und sich in dem fibrillären Geflecht auflösen. Von der Richtigkeit dieser Angaben konnte ich mich an eigenen Präparaten von Säugetieren in klarster Weise überzeugen. A u c h a n n i e d r i g e r s t e h e n d e n T i e r e n, z. B. bei M y x i n e, i s t e s m i r j e t z t g e l u n g e n, d i e s e l b e n V e r h ä l t n i s s e n a c h z u w e i s e n. Dagegen habe ich, wie schon Golgi, Vincenzi und Fucari, gefunden, daß die Größe der Zellen in keiner Beziehung bestimmend für ihre Funktion ist, ebensowenig wie ihre Lage. Ich habe beide Zellformen in den vorderen, wie in den hinteren Hörnern der grauen Substanz, bei Myxine

sowohl median wie lateral gefunden, doch soll bemerkt werden, daß Zellen des ersten Typus vorwiegend in den hinteren Hörnern zu finden sind. Zwar sagt GOLGI bezüglich seiner Vermutungen über die physiologische Funktion der verschiedenen Ganglienzelltypen, daß sie nur Hypothesen seien; doch sind diese Hypothesen so wahrscheinlich, daß sie kaum mehr den Namen solcher verdienen, und ich kann nur GOLGI vollständig beipflichten, wenn er sagt: „le cellule nervoso-motrici sono colle fibre nervose in rapporto diretto, non isolato". — Trifft dies aber für die Zellen des ersten Typus zu, so dürfte er auch berechtigt sein, anzunehmen, daß die Ganglienzellen des zweiten Typus sensitiv sind, und zu sagen: „Die sensitiven Ganglienzellen stehen mit den Nervenfasern nur in indirekter Verbindung." Statt von Ganglienzellen des ersten und zweiten Typus zu sprechen, dürfte es sich fernerhin empfehlen, motorische und sensitive Ganglienzellen und dementsprechend auch motorische und sensitive Nervenfasern zu sagen, unter motorischen diejenigen der ersten, und unter sensitiven diejenigen der zweiten Kategorie zusammenfassend.

Die oben gemachten Angaben über die physiologische Funktion der Zellenformen etc. stützen sich auf den Bau des Wirbeltiernervensystems. Kann nun angenommen werden, daß diese Angaben auch für die Wirbellosen Geltung besitzen? — Können auch bei diesen motorische und sensitive Zellen und Fasern in gleicher Weise unterschieden werden? Ich glaube, daß eine gewisse Berechtigung vorliegt, diese Fragen mit ja zu beantworten. — Denn es wäre doch, bei der überraschenden Übereinstimmung bezüglich des feineren Baues, höchst sonderbar, wenn nicht auch eine ebensolche Übereinstimmung bezüglich der physiologischen Leistung vorhanden sein sollte. — Ich trage deshalb kein Bedenken, diese Bezeichnungen auch auf die Wirbellosen auszudehnen. — Zum Schluß möchte ich noch auf eine Übereinstimmung zwischen dem Rückenmark der Wirbeltiere und dem Bauchstrang der Wirbellosen hinweisen. — Ich glaube nämlich auch in der Gruppierung der Zellen und Fasern eine Übereinstimmung bemerkt zu haben, welcher zwar noch keine allzu große Bedeutung beigelegt werden kann, welche aber doch nicht ohne Interesse scheint[1]). Im Rücken-

1) Siehe darüber meine vorläufige Mitteilung, das Nervensystem der Ascidien und Myxine betreffend, loc. cit. pag. 75, und Ann. Mag. Nat. Hist. vol. XVIII, pag. 223.

mark finden sich, wie schon erwähnt wurde, die motorischen Zellen vorzüglich auf der ventralen Seite, in den vorderen Hörnern, wo auch die motorischen Fasern, diejenigen der vorderen Nervenwurzeln, entspringen. Die sensitiven Ganglienzellen dagegen sind vorzugsweise in den hinteren Hörnern belegen, und die sensitiven Nervenfasern, diejenigen der hinteren Wurzeln, entspringen dorsal. Gerade das umgekehrte Verhalten glaube ich, wie früher ausgeführt wurde, in dem Bauchstrang der Myzostomen gefunden zu haben. — Dort liegen die Ganglienzellen des ersten Typus, also die motorischen, wesentlich dorsal, während sich die sensitiven Zellen oder diejenigen des zweiten Typus namentlich ventral finden. — Bei den Nervenfasern habe ich einen dieser Lagerung entsprechenden Verlauf gefunden. — Auf Querschnitten des Bauchstranges, welche den Ursprung eines der größeren Nerven getroffen hatten, war leicht zu beobachten, daß die in den Bauchstrang eintretenden Nervenfasern sich teilen, und daß einige Teilfasern dorsal verlaufen, also motorische Nervenfasern sind, während andere mehr oder minder ventral gerichtet sind, also als sensitive Nervenfasern aufgefaßt werden müssen (Fig. 8, pc)[1]). Im Bauchstrang der Myzostomen sind, wie oben beschrieben wurde, auch die längsverlaufenden groben Nervenfasern vorzugsweise dorsal in den Längskommissuren gelegen. — Ähnliche Verhältnisse wie bei den Myzostomen habe ich auch bei anderen Anneliden, z. B. bei Nereis, Lumbricus u. a., feststellen können. — Eine Teilung der Nervenfaser bei ihrem Ursprung in mehrere Bündel haben schon CLAPARÈDE, HERMANN u. a. beobachtet. — Grobe, längsverlaufende Nervenfasern sind oft dorsal belegen, so z. B. „die riesigen Nervenröhren“ im Bauchstrang vieler Oligochäten. — Über die nervöse Natur dieser Fasern kann jetzt kaum noch ein Zweifel obwalten[2]). — Bei vielen Anneliden

---

1) Siehe meine frühere Arbeit über Myzotomen, Taf. IX, Fig. 4 und 5.

2) LEYDIG hat in einer vor kurzem erschienenen Notiz (Zoolog. Anzeig. 1886, Nr. 234) die nervöse Natur dieser „Röhren“ verteidigt. Ich selbst habe dieselben auf Schnitten von Lumbricus studirt, welche mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixiert und mit Hämatoxylin gefärbt waren, und habe dieselbe spongioplasmatische Struktur wie in den Nervenfasern der Myzotomen gefunden. Das Spongioplasma zeigt sich auf Querschnitten als ein feines Reticulum, welches von quergeschnittenen feinsten Spongioplasmaröhren herrührt, welche das

kommen zwar auch grobe längsverlaufende Nervenfasern vor, welche nicht eigentlich dorsal liegen. Dr. E. RHODE[1]) hat bei Aphroditeen (Sthenelais, Polynoe, Sigalion) derartige Fasern beschrieben, welche ventral, central, zum Teil auch dorsal verlaufen. Ich selbst habe bei Nereis vier bis sechs solcher Fasern im Bauchstrang gefunden, teils ventral, teils central gelegen. Da jedoch in den Bauchganglien jederseits eine Masse Fibrillengeflecht (Punktsubstanz) noch mehr ventralwärts gelagert auftritt, so kann auch hier eine ähnliche Tendenz, wie sie oben angedeutet wurde, gefunden werden.

Ähnliche Verhältnisse sind auch bei vielen Crustaceen vorhanden; in den Ganglien des Bauchmarkes von Homarus kann man sich sehr leicht davon überzeugen, daß die groben Längsfasern vorwiegend dorsal verlaufen, während das feine Fibrillengeflecht namentlich ventral gelegen ist; ebenso lassen sich dorsale und ventrale Nervenwurzeln leicht unterscheiden.

Nach B. HALLER's Darstellung sind im Pedalstrang vieler Mollusken die Nervenelemente ähnlich gruppiert wie im Bauchstrang der Myzostomen. — Die motorischen Zellen und Fasern liegen namentlich dorsal, die sensitiven Elemente ventral. — Dieses Verhalten scheint also bei den Wirbellosen bis zu einem gewissen Grade allgemein zu sein.

Bei den Wirbeltieren finden sich im Rückenmark gerade die umgekehrten Verhältnisse; die sensitiven Elemente liegen hier vorzüglich dorsal, die motorischen dagegen meist ventral. Bei den niedersten Wirbeltieren, z. B. Myxine, Petromyzon u. a., verlaufen weiterhin im ventralen Teile des Rückenmarks grobe längsverlaufende Fasern (die MÜLLER'schen Fasern)[2]). — Dieses Verhalten war a priori zu erwarten, wenn überhaupt eine Homologie zwischen dem Bauchstrang der Wirbellosen und dem Rückenmark der Wirbeltiere vorhanden ist; denn dann entspricht die Ventral-

---

Hyaloplasma isolieren. — Sehr ähnliche Bilder, nur um vieles deutlicher, finden sich auf Querschnitten der groben Nervenfasern des Bauchmarkes der Crustaceen (HERMANN); auch bei Nereis u. a.

1) EMIL RHODE: „Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden." Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Ak. d. Wissenschaften, Berlin, XXXIX, 1886, pag. 781.

2) Es ist sehr naheliegend, daß diese Fasern, wie schon LEYDIG (Zelle und Gewebe) andeutet, Homologa der groben Nervenfasern im Bauchmark vieler Wirbellosen sind. Bezüglich des Baues, der Lage, des Ursprungs etc. stimmen sie auffallend überein.

seite des Bauchstranges der Wirbellosen der Dorsalseite des Rückenmarks der Wirbeltiere, und umgekehrt. — Bevor ich diese Betrachtung schließe, will ich hervorheben, daß ich hier nur auf eine scheinbare Übereinstimmung aufmerksam machen wollte. Dieselbe kann sehr leicht eine tiefe Bedeutung haben, doch sind diese Verhältnisse noch viel zu wenig genau untersucht, um ein abschließendes Urteil aus ihnen gewinnen und mehr als bloße Vergleiche auf sie basieren zu können.

Endlich möchte ich noch mit einigen Worten eine Frage erörtern, welche zwar rein physiologischer Natur ist, die aber nach den oben gegebenen anatomischen Befunden sehr nahe liegt; die Frage nämlich nach dem physiologischen Wert und der Bedeutung, welcher, falls die oben gegebenen anatomischen Daten richtig sind, den Ganglienzellen beigelegt werden müssen.

Betrachten wir zuerst die Reflexbewegungen, so werden wir sehen, daß unsere Ansicht über den Weg, welchen eine Empfindung zurückzulegen hat, um in Bewegung umgestaltet zu werden, den oben erörterten anatomischen Befunden gemäß umgestaltet werden muß. Ein sogenannter Reflexbogen besteht, wie bekannt, aus drei Faktoren, der centripetal leitenden Faser, dem übertragenden Centrum und der centrifugal leitenden Faser. — Das übertragende Centrum nun ist es besonders, über welches unsere bisherige Anschauung einer Modifikation bedarf. — Dieses Centrum wurde nach der gewöhnlichen Auffassung als aus zwei Ganglienzellen, einer sensitiven und einer motorischen, und ihrem Verbindungsstück bestehend angesehen (Tafel XIX, Fig. 18), während die Nervenfasern, jedenfalls die centrifrugalen (motorischen), ganz isoliert verlaufen. — Nach den neueren Untersuchungen ist nun das übertragende Centrum ein ganz anderes, da die Ganglienzellen vom „Reflexbogen" ganz ausgeschlossen werden. — Keine Nervenfaser hat einen ganz isolierten Verlauf; durch feine Seitenäste oder Fibrillen stehen sie alle mit dem centralen Fibrillengeflecht in Verbindung; die Ganglienzellen stehen, wenigstens in der Regel, nicht durch einen protoplasmatischen Ausläufer in Konnex; das centrale Fibrillengeflecht muß demnach als übertragendes Centrum angesehen werden; denn wie anders sollte eine Übertragung statthaben. — Zwar könnte man sagen, daß „die Eindrücke zu einer sensitiven Zelle" durch das Geflecht und den Nervenfortsatz herantreten, daß sie von dieser Zelle wieder durch denselben Fortsatz und

das Geflecht auf den Nervenfortsatz einer motorischen Zelle und durch diesen auf die motorische Zelle selbst übertragen werden, und daß endlich der Reiz von der motorischen Ganglienzelle durch denselben Fortsatz und durch die centrifugale Nervenfaser geleitet wird, um endlich auf einen Muskel übertragen zu werden. — Diese Ansicht könnte zwar — ja, sie muß sogar ausgesprochen werden, — von allen denjenigen, welche die alte Theorie, daß die Ganglienzellen das Centrum einer jeden Nervenwirksamkeit seien, um jeden Preis aufrecht erhalten wollen. Mir indessen erscheint eine solche Auffassung zu künstlich und unnatürlich. Welches Recht haben wir z. B. anzunehmen, daß ein Reiz, welcher einer motorischen Faser übertragen ist, erst nach der Zelle laufen soll, und nicht direkt nach dem peripheren Ende? — Wir wissen ja, daß ein Reiz, mechanischer oder chemischer Art, zwischen Centrum und peripherem Ende angreifend sofort centrifugal verläuft. — Demnach erscheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß die Ganglienzellen aus dem Reflexbogen auszuschließen sind, und daß das centrale Fibrillengeflecht ausschließlich als übertragendes Centrum fungiert. — Ein Reflexbogen würde also aus folgenden drei Faktoren bestehen, einer centripetal leitenden (sensitiven) Nervenfaser, dem centralen Fibrillengeflecht als übertragendem Centrum, und einer centrifugal leitenden (motorischen) Nervenfaser (Tafel XIX, Fig. 18).

Wenn dies das Verhältniß bei Reflexbewegungen war, wie steht es dann mit den willkürlichen Bewegungen? — Geht die Übertragung des psychomotorischen Reizes von dem psychomotorischen Centrum in die centrifugal leitende Faser ebenfalls nicht durch die motorische Ganglienzelle? Ich meine nein. Die Übertragung geschieht auch hier durch das Fibrillengeflecht, in welches von der vom psychomotorischen Centrum kommenden Nervenfaser Fibrillen abgegeben werden (Fig. 20 psf). — Dadurch wird der Reiz direkt auf die centrifugal leitende Faser übertragen. — Wie es sich nun in den psychomotorischen und psychosensitiven Centren mit der nervösen Wirksamkeit verhält, ist viel schwieriger zu erklären. Ob z. B. der psychomotorische Reiz nicht ursprünglich von centralen Ganglienzellen herstammt, oder ob nicht jeder sensitive Eindruck Ganglienzellen als letztes Centrum hat, ist außerordentlich schwierig, wenn nicht unmöglich zu entscheiden. — Doch muß ich gestehen, daß ich keinen Grund finde, warum angenommen werden sollte, daß es sich anders als in den Centren der Reflexbewegungen verhielte, zumal die anatomischen Verhält-

nisse dieselben sind. — In den psychomotorischen wie den psychosensitiven Centren sind, wie schon Golgi, unzweifelhaft meiner Ansicht nach, erwiesen hat, und wie ich bestätigen kann, sensitive und motorische Ganglienzellen gemischt, und es findet sich auch hier wie überall in der centralen Substanz (graue Substanz der Wirbeltiere, Punktsubstanz der Wirbellosen) ein sensitiv-motorisches Fibrillengeflecht, welches auch psychisches Geflecht genannt werden könnte. — Dieses Fibrillengeflecht, und nicht die Ganglienzellen, ist nun meiner Meinung nach als eigentlicher Träger der Psyche aufzufassen.

Welchen physiologischen Wert haben aber nun die Ganglienzellen? Erinnern wir uns dessen, was oben über die protoplasmatischen Fortsätze gesagt worden ist, so müssen wir ihnen wesentlich eine nutritive Bedeutung zuschreiben. — Sie bilden die Ernährungscentren für die Nervenfasern, periphere wie centrale, sowie für das centrale Fibrillengeflecht. — Bei höher entwickelten Tieren, wo die Nerventhätigkeit stärker ist, häufig auch bloß ihrer Lagerung wegen, sind die Zellen multipolar geworden, um ihrer Funktion besser gerecht werden zu können. — Bei geistig höher entwickelten Tieren ist das centrale Fibrillengeflecht, wie oben erwähnt wurde, stärker entwickelt und komplizierter gebaut, wie auch die Nervenfortsätze der Ganglienzellen reicher verästelt sind.

Erklärung der Tafel XIX.

Fig. 1. Halbschematische Darstellung des centralen Nervensystems von M. giganteum. — Dorsale Ansicht.

tn = Tentakelnerven. — *tnr* = Tentakelnervenring *vn'*, *vn''*, *vn'''* = die drei Verbindungsnerven zwischen Tentakelnervenring und Schlundring (*sr*). — *sn* = die vier Schlundnerven. — *gzr*, *gzr'*, *gzr''* = Ganglienzellen, den Rüssel als einen Ring umgebend (der Deutlichkeit halber sind nur einige Zellen eingezeichnet; die Ganglienzellen zwischen Tentakelnervenring und Schlundring sind aus demselben Grunde gar nicht eingezeichnet). — *gzr'* = Ganglienzellen, hinter dem Schlundring belegen. — *gzr''* = Ganglienzellen auf der Ventralseite des Rüssels. — *scm* = Schlundkommissuren. — n^1—n^6 = die sechs kleinen peripheren Nervenpaare. — hn^1—hn^5 = die fünf peripheren Hauptnervenpaare. — *QCM*, *QCM'* = die zwei Hauptquerkommissuren (erste und letzte). — Qcm^1—Qcm^4 = die vier mittleren, größeren Querkommissuren. — qcm^1—qcm^5 = die fünf kleineren Querkommissuren. — *in* = intermediärer Nerv. — *gz* = Ganglienzellen auf der dorsalen Seite zwischen den Ursprüngen der Nerven. — *gz'* = Ganglienzellen am Vorderende auf der ventralen Seite des Bauchstranges. — *gz''* = großes Ganglienzellenpaar zwischen den größeren Querkommissuren. — *gz'''* = Ganglienzellen in den peripheren Nerven. — *lc* = grobe Nervencylinder, die Längskommissuren auf der inneren dorsalen Seite durchziehend.

Fig. 2. Idealer Querschnitt durch den Rüssel von M. giganteum in der Gegend des Schlundringes, die Schlundringkommissur (*sr*) und die diesen umgebenden, in 4 Gruppen (gr^1—gr^4) geordneten Ganglienzellen zeigend. — *sn* = Schlundnerven.

Fig. 3. Ein Stück des Schlundrings, stark vergrößert, um zu zeigen, daß die Ganglienzellen (*gz*) außerhalb der Scheide (*sch*) wie auch innerhalb derselben (*igz*) belegen sind.

Fig. 4. Querschnitt des Schlundringes von M. Graffi, einem Horizontalschnitt entnommen.

gz = die äußerst sparsam außerhalb der Scheide gelegenen Ganglienzellen. — *igz* = Ganglienzellen innerhalb der Scheide.

Fig. 5. Idealer Querschnitt des Rüssels von M. Graffi vor dem Muskelbulbus, den Tentakelnervenring (*tnr*) zeigend. — *sn* = Ursprünge der Schlundnerven. — *vn'*, *vn''*, *vn'''* = Ursprünge der drei Verbindungsnerven, zum Schlundring gehend. — *n* = kleine Nerven, mit dem Epithel des vorderen Schlundes in Verbindung stehend. — *tn* = Tentakelnerven. — *gz* = Ganglienzellen, welche vor dem Tentakelnervenring liegen. — *mr* = Muskelring.

Fig. 6. Verbindung eines der vier Schlundnerven mit dem Tentakelnervenring (*tnr*). — *sn* = Schlundnerv. — *n* = von demselben abgehende Nervenzweige, einige anastomosierend. — *nz* = vom Tentakelnervenring abgehende Nervenzweige.

Fig. 7. Schnitt des sensitiven (Geschmack?) Schlundepithels, einem Längsschnitte des Rüssels von M. Graffi entnommen. — *ez* = sensitive Epithelzellen (Geschmackszellen?). — *sn* = Schlundnerv. — *gz* = Ganglienzellen. — *cu* = Cuticula. — *m* = Muskeln des Bulbus.

Fig. 8. Idealer Querschnitt durch die Mitte des Bauchstranges von M. giganteum, links durch den Ursprung eines Hauptnerven, rechts zwischen zwei Nerven hindurchgehend, in der Mitte eine der größeren Querkommissuren längs durchschnitten zeigend. — *a*, *a'* = mittlere Gruppe von Ganglienzellen, deren Ausläufer die Querkommissuren durchlaufen und meist direkt in periphere Nerven übergehen, namentlich dorsal (*a*). — *b*, *c*, *d*, *e* = Gruppen von Ganglienzellen, welche ihre Ausläufer in die Längskommissuren senden, wo sich einige in dem fibrillären Geflecht auflösen (gewöhnlich in *d* und *e*), während andere entweder in die peripheren Nerven

der Gegenseite (gewöhnlich in *c*) oder derselben Seite (gewöhnlich in *b*) übergehen. — *f* = Gruppe von Ganglienzellen, auf der dorsalen Seite des Ursprungs des Hauptnerven gelegen, welche ihre Ausläufer direkt in die Nerven senden. — z^1, z^2, z^3, z^4 = Ganglienzellen, deren Ausläufer sich in dem fibrillären Geflecht auflösen. — z^5 = ventrale Ganglienzelle, deren Ausläufer in die Querkommissur hineingeht. — *pa* = periphere Nervencylinder der ventralen Nervenwurzel, aus dem fibrillären Geflecht entspringend. — *nc* = Nervencylinder der Querkommissur, sich in dem fibrillären Geflecht auflösend. — *in* = intermediärer Nerv. — *sch* = äußere Neurilemmscheide. — *s* = von dieser entspringende Septen. — *B* = Bindegewebskerne. — *lc* = grobe dorsale Nervencylinder, die Längskommissuren ihrer ganzen Länge nach durchziehend.

Fig. 9. Verbreitung des ersten linken Hauptnervenstammes, in einem idealen Horizontalschnitt dargestellt. — N^1, N^2 = Tentakelnervenringe. — *a* = Komplex oder Knoten derselben, von welchen die Nervenbündel in die Cirren (*c*) gesandt werden. — N^3, N^4 = innere Nervenzweige oder Parapodienzweige. — *hz* = Hackennervenzweig. — *dz* = Drüsennervenzweig. — *pd* = Parapodiendrüsen. — *mz* = mittlerer unpaarer Nervenzweig. — *hd* = innerer Zweig der Hackendrüse, überschnitten. — *s*, *st* = Stützstab. — *hh* = Haupthacken. — *rh* = Reservehacken. — *d* = Darm. — *n* = kleiner Nerv, hinter dem Hauptnervenstamm entspringend (Fig. 1 *nr*) und mit ihm wahrscheinlich anastomosierend.

Fig. 10. Querschnitt von M. giganteum, ein wenig idealisiert, um die Verzweigung eines der kleinen Nerven zu zeigen (Fig. 1 n^4). — *1*, *2* = die zwei Hauptzweige. — *3* = kleine ventrale Zweige, zu den Bauchmuskeln gehend. — *z* = kleine ventrale Nervenzweige. — *bs* = Bauchstrang. — *mr* = Musculus retractoris internus. — *h* = Hoden. — *oo* = Eier. — *d* = Darm. — *m* = Magen mit Flimmerepithel.

Fig. 11. Ganglienzellen mit Ausläufern, die sich in dem fibrillären Geflecht auflösen. — *a* = große ventrale Zelle (Fig. 8 *d*). — *b*, *c* = zwei Formen kleiner ventraler Zellen. — *d* = Zelle, in dem centralen fibrillären Geflecht der einen Längskommissur gelegen.

Fig. 12. Ganglienzelle mit Ausläufer, welcher direkt in einen peripheren Nerven übergeht und auf dem Weg durch das fibrilläre Geflecht kleine Seitenäste abgiebt.

Fig. 13. Ganglienzelle mit Kern, welcher sich in direkter Teilung befindet. — *a* = Bindegewebssepten.

Fig. 14. Längsschnitt eines peripheren Nerven, welcher einer Biegung wegen rechts halb quer getroffen ist, wodurch der fächerartige Bau deutlich hervortritt. — *B* = Bindegewebskerne. — *sch* = äußere Neurilemmscheide. — *a* = Ende mit überschnittenem Nervencylinder.

Fig. 15. Querschnitt eines peripheren Nerven, an welchem der fächerförmige Bau deutlich hervortritt, mit bald feineren, bald gröberen Nervencylindern. — *sch* = äufsere Neurilemmscheide. — *s* = Septen derselben, in den Nerven hineingehend. — *B* = Bindegewebskerne.

Fig. 16. Querschnitt des intermediären Nerven an einer Stelle, wo ein Seitenast abgegeben wird.

Fig. 17. Stückchen zweier Ganglienzellenausläufer, stark vergröfsert, um die Verdickungen an den Ursprungsstellen der Seitenäste und die schwache Längsstreifung zu zeigen.

Beiträge zur Frage von der Homologie der Segmentalorgane und Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochaeten.

Von

Dr. Otto Lehmann.

Hierzu Tafel XX.

Die, in Nachstehendem mitgeteilten Untersuchungen unternahm ich am Ende des Sommersemesters 1886 auf den Rat meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Haeckel. Anfangs hatte ich die Absicht, nur die Geschlechtsorgane der Lumbriciden zu untersuchen, aber bald gewannen die Exkretionsorgane derselben für mich ein so großes Interesse, daß ich auch ihre Entwickelung verfolgte, und mich mit den verschiedenen Theorien über die Homologie der Segmentalorgane und Leitungswege der Geschlechtsprodukte beschäftigte. Da diese letztere Frage der leitende Gesichtspunkt war, von dem aus die Untersuchungen angestellt wurden, so wählte ich jene Überschrift für die Arbeit.

Zugleich ergreife ich mit Freuden die Gelegenheit, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Haeckel für das Interesse, welches er dieser Arbeit widmete, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. Lang für die Liebenswürdigkeit und Bereitwilligkeit, mit der er mir entgegenkam, sowie für die mannigfaltige Anregung, die er mir in jeder Beziehung bei meinen Studien zu Teil werden ließ, zu größtem Danke verpflichtet. Schließlich sage ich auch noch den Herren Dr. Weissenborn und Dr. Kükenthal für ihre freundlichen Ratschläge, besonders bezüglich der Technik, herzlichsten Dank.

Nach den Beobachtungen EHLER's dienen bei den Polychaeten die Segmentalorgane, ohne durch besondere Umbildungen ausgezeichnet zu sein, als Leitungswege für die Geschlechtsprodukte, und es ist schon vielfach die Frage erörtert worden, ob die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei Oligochaeten ebenfalls als modifizierte Segmentalorgane anzusehen sind oder nicht. Ältere Beobachter behandelten diese Frage nur mit Rücksicht auf morphologische Verhältnisse und man nahm allgemein die Homologie zwischen beiden Organsystemen als bestehend an. Ehe wir nun diese Frage eingehender diskutieren, wollen wir uns sowohl über die Anatomie als auch die Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane und Segmentalorgane klar werden.

Die diesbezüglichen Verhältnisse wurden an Lumbriciden, speziell der Gattung Allolobophora hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte genauer untersucht; was die übrigen Oligochaeten betrifft, so stützen wir uns auf die hierüber angestellten neueren Beobachtungen anerkannter Forscher. Die Arbeit wird also in drei Abschnitte zerfallen; in dem ersten werden die Geschlechtsorgane, im zweiten die Segmentalorgane speziell der Lumbriciden besprochen werden, und im dritten werden wir die Theorien über die Homologie zwischen den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte und den Segmentalorganen erörtern und schliesslich unsere Ansicht hierüber darlegen.

I. Die Geschlechtsorgane der Lumbriciden.

Der erste, welcher die Geschlechtsorgane der Lumbriciden sorgfältiger untersucht hat, scheint der alte WILLIS gewesen zu sein, der die Samentaschen als Hoden, die Samenblasen als Ovarien des Regenwurms angab. REDI fügte den Beobachtungen WILLIS' nichts Wesentliches hinzu, nur daß er die irrtümliche, lange bestehende Ansicht hatte, daß die aus dem sogenannten Ovarium sich entwickelnden Eier sich durch die Körperhöhle ihren Weg bahnen und dieselbe durch den After verlassen. SWAMMERDAM kannte schon die Kokons der Regenwürmer, nannte sie jedoch Eier, ebenso wie LYONNET, RUDOLPHI und LEO. Letzterer kannte auch schon die Samenleiter und hatte über ihre Funktion die richtige Ansicht, die allerdings erst in späterer Zeit auf eigenem Wege von HERING und D'UDEKEM nachgewiesen wurde. Die Begattung der Lumbriciden wurde zuerst von MONTÈGRE beschrieben, der jedoch die parasitischen Nematoden als junge Regenwürmer ansah, ebenso wie der Engländer HOWE. LÉON DUFOUR beschrieb genau die Kokons der Regenwürmer. MORREN, dessen Arbeit hierauf erschien, konnte sich ebenfalls nicht von den Irrtümern seiner Vorgänger frei machen; die eigentlichen Hoden und Ovarien blieben ihm unbekannt, ebenso wie DUGÈS, der jedoch die Samentrichter als das Ende der Samenleiter auffand, ohne allerdings ihren Bau und ihre Funktion richtig zu verstehen. HOFFMEISTER, der sich sehr ausführlich mit der Naturgeschichte der Lumbriciden beschäftigt hat, untersuchte nur sehr wenig ihre innere Anatomie beschrieb jedoch die Kopulation sehr genau.

Einen wesentlichen Fortschritt machte dann MECKEL; er erklärte die receptacula als zum männlichen Geschlechtsapparat gehörig, ebenso wie die Samenblasen, die er als die eigentlichen Hoden beschrieb. Die in den Samenblasen befindlichen, gelben Gregarinencysten deutete er als die Ovarien, indem er die darin enthaltenen Gregarinen als Eier ansah. Ferner beobachtete er die Entwickelung der Spermatozoen, ebenso wie STEENSTRUP, der sehr genau ihre Entwickelung studiert hatte. Der MECKEL'schen Auffassung schloß sich auch VON SIEBOLD an und beschrieb die Ineinanderschachtelung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane. In den „weißen Bläschen" vermutete er richtig die receptacula seminis. Schon

Stein hatte die Samenblasen allein für den männlichen Geschlechtsapparat in Anspruch genommen, aber seine Ansicht konnte infolge des mangelnden Nachweises der eigentlichen Ovarien sich keine Geltung verschaffen. Da erschienen dann im Jahre 1856 kurz hintereinander die beiden Arbeiten von D'Udekem und Hering, in denen die Geschlechtsorgane des Regenwurms fast erschöpfend behandelt sind. Unabhängig voneinander fanden beide die eigentlichen, im 13. Segment gelegenen, (von D'Udekem durch ein Versehen irrtümlich im 12. Segment angegebenen) Ovarien, sie klärten beide den Bau und die physiologische Funktion der vasa deferentia und ihrer Trichter auf. Ferner beschrieb Hering die Ovidukte als Ausstülpung der hinteren Wand des 13. Segmentes, während D'Udekem irrtümlich den Endfaden der Ovarien als die Ovidukte ansah. Über die Deutung der Hoden sind sie ebenfalls zwiefacher Ansicht, — und diese Kontroverse ist bis auf den heutigen Tag auch noch nicht genügend aufgeklärt und endgültig entschieden. Hering beschrieb als die eigentlichen Hoden kleine, weiße, an der vorderen Wand des 10. und 11. Segments befestigte Knötchen, und nahm die Samenblasen als Aufbewahrungsort für den reifenden Samen in Anspruch, während D'Udekem diese Knötchen übersah und, in Übereinstimmung mit Stein, die Samenblasen für die testes erklärte. Die nächstfolgenden Untersuchungen über diesen Gegenstand sind die von Williams und Lankester, die jedoch beide eher einen Rückschritt in der Regenwurmanatomie bezeichnen. Die von Hering als Hoden gedeuteten Organe sind von manchen seiner Nachfolger nicht aufgefunden worden. Claparède, Horst und Perrier konnten sie bei den einheimischen Lumbriciden nicht entdecken, und schlossen sich daher der D'Udekem'schen Deutung an, während Bloomfield und Vejdovsky dieselben wieder aufgefunden haben. Schließlich sind in jüngster Zeit noch zwei wichtige Arbeiten über die Generationsorgane der Regenwürmer erschienen, die ebenfalls in betreff der Hoden verschiedene Resultate haben. Die eine Arbeit Bergh's schließt sich der Hering'schen Deutung an, während Neuland mit Rücksicht auf mechanische Verhältnisse die Samenblasen mit D'Udekem als die Regenwurmhoden bezeichnet hat. Wir sehen also, daß diese Frage seit dem Erscheinen der Arbeiten von D'Udekem und Hering noch nicht erledigt ist. Die Hoden sind bis jetzt der wunde Punkt in der Regenwurmanatomie geblieben.

Die Geschlechtsdrüsen.

Wie wir soeben gesehen haben, ist man über die eigentlichen Hoden der Regenwürmer noch im Unklaren; ehe wir jedoch zu einer Kritik der beiden verschiedenen Ansichten darüber schreiten, wollen wir uns über die anatomischen Verhältnisse klar werden.

Bei Lumbricus terrestris, L. communis und bei Allolobophora findet man im 10. und 11. Segment, an der Hinterseite des vorderen Dissepiments zu beiden Seiten in der Nähe des Bauchstrangs je ein weißes Knötchen angeheftet, das besonders zur Zeit, wo die Tiere nicht geschlechtsreif sind, scharf hervortritt. Dieses Knötchen wurde von HERING als Hoden angesehen. Bei geschlechtsreifen Tieren ist es gewöhnlich sehr schwierig, diese Organe zu entdecken, und ich erkläre mir auch daraus, daß CLAPARÈDE, LANKESTER und andere dieselben nicht fanden, denn ich konnte sie ebenfalls nur selten bei reifen Thieren finden, während sie bei jüngeren Tieren deutlicher hervortreten und viel leichter zu isolieren sind. BLOOMFIELD macht auch darauf aufmerksam, daß, „when the seminal reservoirs are in an incomplete or in the periodic undistended condition, it is quite easy, to exhibit the four testes.“ Ihre Form ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden. Bei L. agricola und L. communis sind sie von HERING als platte fächerartig ausgebreitete Körperchen beschrieben und abgebildet, ebenso bestehen sie nach BERGH bei L. foetidus „aus mehreren fingerförmigen Lappen, die von gemeinsamer Basis ausstrahlen“. Bei L. riparius sind dieselben einfache, breite Platten, ähnlich wie bei Allolobophora subrubicunda (Eisen).

Über ihre Entwickelung liegen außer den Angaben BERGH's keine einzige vor. Hiernach finden sich, wie aus seiner Fig. 10 ersichtlich ist, an der Grenze zwischen Dissepiment und Peritoneum im 10. und 11. Segment, an derselben Stelle, wo im 12. Segment sich ein Segmentalorgan findet, im späteren Kokonleben, kurz vor dem Verlassen des Kokons jene als Hoden gedeuteten Gebilde. Und zwar sollen dieselben „zweifellos als Wucherungen des Peritoneums entstanden sein, die sich folgendermaßen differenzieren: es bildet sich eine Rinde von dünnen Peritonealzellen mit abgeplatteten Kernen und eine innere Masse von größeren Urkeimzellen.“

Von diesen Organen lösen sich nun einzelne Zellen als Spermatoblasten los und entwickeln sich in der von BLOOMFIELD

angegebenen Weise zu Bündeln von Spermatozoen. An ihrer Natur als Keimepithel ist demnach nicht zu zweifeln.

Alle Stadien in der Entwickelung der Spermamutterzellen findet man in den sogenannten Samenblasen, jenen großen, weißen Massen, die beim Öffnen eines Wurmes sofort in die Augen fallen, und die man vor dem Erscheinen der Hering'schen Arbeit allgemein für die Hoden der Regenwürmer hielt. Bei L. agricola, L. purpureus und L. rubellus erscheinen dieselben als Anhänge eines median im 10. und 11. Segment gelegenen häutigen Sackes, der sogenannten Samenkapsel, wie dies die bekannte Hering'sche Figur auch zeigt. Bei genauerer Untersuchung aber, und besonders auf Querschnitten findet man, daß an der Stelle, wo die Samenblasen in die Kapsel einmünden, sich die Dissepimente der betreffenden Segmente hindurchziehen, und so die Samenblasen mit einem Stiele erst durch das Dissepiment hindurchtreten, und auf der anderen Seite in die Samenkapsel einmünden. Aber auch in den histologischen und entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen findet man eine Verschiedenheit zwischen der medianen Samenkapsel und den Samenblasen. Hierauf werden wir weiter unten noch zurückkommen, einstweilen sei bemerkt, daß die mediane Samenkapsel als ein, von einer dünnen Membran abgegrenzter Teil der Leibeshöhle zu betrachten ist. Dies entspricht auch dem Verhalten der Samenblasen bei den anderen Arten, wo sich keine mediane Samenkapsel findet, wie z. B. bei L. communis und L. chloroticus. Hier fand Hering „jederseits vier weißliche Körper im 9., 10., 11. und 12. Segmente; die beiden vorderen kleineren rundlich und mehr nach außen, die beiden hinteren, größeren länglich und der Mittellinie näher, die vorderen an der hinteren Wand, die hinteren an der vorderen Wand ihres Segments befestigt, so daß also das Septum zwischen dem 10. und 11. Ringe jederseits zwei trägt, nach außen und unten den vorderen Anhang der hinteren Samenblase, mehr nach innen und oben den hinteren der vorderen Samenblase.“ Noch anders liegen die Verhältnisse bei Allolobophora subrubicunda (Eisen). Hier haben sich die Dissepimente des 9. 10., 11. und 12. Segments nach hinten ausgestülpt und bilden so Höhlungen, in denen die einzelnen Samenblasen eingeschlossen liegen. Auf Querschnitten erhält man dann solche Bilder, als wenn die Samenblasen, welche sich an der Vorderseite der Dissepimente befinden, nach innen hin, von einer longitudinal verlaufenden Wand, diejenigen, welche an der hinteren Seite sitzen, sich von dieser Wand nach außen hin ausgestülpt hätten. Diese Art ist also ge-

wissermaßen eine Übergangsform in der Anordnung von Samenblasen und Samenkapsel, wie sie sich bei L. agricola, rubellus und purpureus findet, und der bei L. communis und L. chloroticus. Bei den ersteren Arten findet sich eine, von der Leibeshöhle durch eine Wand getrennte Kapsel, in die die Samenblasen hineinmünden; bei Allolobophora subrubicunda wird diese Kapsel von den eingestülpten Dissepimenten gebildet, und bei L. communis und L. chloroticus münden die Samenblasen frei in die Leibeshöhle.

Der histologische Bau der Samenblasen ist zum Unterschied von dem der Samenkapsel viel komplizierter. Der Hohlraum der letzteren ist ganz einfach, von einer peritonealen Membran umgeben, die die reifenden Spermazellen und die von Hering als Hoden gedeuteten Körperchen umgiebt, und mit den Dissepimenten zusammenhängt. Von der Struktur der Samenblasen dagegen entwirft Bloomfield folgendes Bild: „Von der Außenwand, die natürlich eine Peritonealschicht ist, gehen feine Streifen nach dem Inneren des Organes und bilden so ein Netzwerk, in dessen Maschen die Spermatozoen reifen. Diese Streifen werden von zahlreichen, kleinen Blutgefäßen begleitet, so daß es fast den Anschein hat, als wären die Maschen von diesen kleinen Gefäßen allein gebildet.“ Genauer noch beschreibt Neuland die Histologie. Die ganze Samenblase ist ein in viele Kammern geteilter Sack. Diese Kammern werden durch feine, von Lücken durchbrochene Membranen gebildet, von denen aus starke Protoplasmastränge das Innere derselben durchsetzen. In diesen Kammern finden sich dann die verschiedensten Stadien der Spermatozoen, Blutgefäße und in Entwickelung begriffene Gregarinen.

In Bezug auf die Entstehung der Samenblasen habe ich bei der Untersuchung ähnliche Bilder von jungen Stadien erhalten, wie Bergh sie in seiner Fig. 13 abbildet, sie entstehen als Wucherungen der Wand der Dissepimente. Bloomfield giebt an, daß dieselben nach den Anschauungen Lankester's aus Ausstülpungen von den vasa deferentia am Grunde der Samentrichter entstanden sein sollen, in Übereinstimmung mit seiner Figur, wonach die fertigen Samenblasen noch durch einen Kanal mit den vasa deferentia zusammenhängen, — eine Ansicht, die allerdings die Schwierigkeit heben würde, auf welche Weise die von den sog. Hoden sich loslösenden Zellen gerade in die Samenblasen hineingerathen. Es würden dann nämlich die Spermamutterzellen durch die Trichter in die Samenblasen befördert werden, und diese bei der Kopulation sich direkt in die vasa deferentia ent-

leeren. Trotzdem ich mir die größte Mühe gab, gelang es mir nicht, eine solche Verbindung zwischen vas deferens und Samenblasen aufzufinden, beide Organe erwiesen sich vielmehr als völlig unzusammenhängend. Noch deutlicher zeigte dies die Entwickelungsgeschichte. Bei jungen Tieren, die eben den Kokon verlassen wollten, sieht man auf Querschnitten an denjenigen Stellen, wo später die Samenblasen sitzen, eine Anhäufung von Zellen; diese vermehren sich und bilden so ein Gewebe, in dem besonders die große Zahl der Kerne auffällt. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Untersuchungen Bergh's. Derselbe findet „das Gewebe der jungen Samenblasen noch sehr parenchymatös, und dieselben haben wohl noch nicht angefangen, die Hodenzellen aufzunehmen.“ Schließlich stülpt sich dann die andere Wand des Dissepiments ein und wird zu dem feinen Kanal, durch den die Samenblasen mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Über die Entstehung der medianen Samenkapsel besitze ich leider keine eigenen Untersuchungen. Bloomfield beschreibt dieselbe folgendermaßen: „As sexual maturity approaches, the three primitive pairs of seminal vesicles become larger and larger, and finally the four anterior pairs meet in one mass in such a way as to form a central body, covering in the rosettes and testes of the tenth segment, and also encroaching upon the eleventh segment; to the four corners of this central oblong body are attached four lobes, corresponding to the anterior and middle pairs of the primitive seminal vesicles. A similar coalescence of the proximal portion of the posterior part has taken place in the eleventh segment with invasion of the area of the twelfth segment; but there are only two lobes — the backward — growing pair of vesicles, which appeared on the septum between segments 11 and 12.“ Dieser Ansicht schließt sich auch Vejdovsky an, doch scheint mir besonders im histologischen Bau eine solche Verschiedenheit beider Organe zu bestehen, daß die von Bloomfield angegebene Entstehungsweise wenig verständlich erscheint.

Was nun die Deutung der Samenblasen und der als Hoden beanspruchten Körperchen angeht, so herrschen darüber, wie schon erwähnt, zwei Ansichten. Die eine, — wenn man will, — ältere, von D'Udekem und Lankester vertretene, wonach die Samenblasen die eigentlichen Hoden sind, — die andere, von Hering aufgestellte, daß jene an der Hinterseite des Dissepiments im 10. und 11. Segment angehefteten Knötchen die Keimschicht für die männlichen Geschlechtsprodukte, und die Samenblasen weiter nichts,

als Reservoirs für den reifenden Samen sind. Diese letztere Ansicht wurde in späterer Zeit von CLAPARÈDE und PERRIER angefochten, denn diesen Forschern gelang es nicht, jene Organe nachzuweisen; BLOOMFIELD, VEJDOVSKY und BERGH hielten jedoch an der HERING'schen Deutung fest und behaupteten die Existenz und Funktion dieser Gebilde. In jüngster Zeit hat nun NEULAND die den Samenblasen von HERING angewiesene Funktion kritisch untersucht, und ich kann mir nicht versagen, den in seiner Arbeit enthaltenen Passus darüber wörtlich hier mitzutheilen. Er sagt:

„Summieren wir die Kräfte, die ein Spermatogonium aufwenden müßte, um aus dem Hoden (HERING) in den Samenblasenanhang zu gelangen, so sind dies folgende: 1) die zur eigenen Bewegung, 2) die zur Überwindung der durch den Samentrichter hervorgerufenen Bewegung, resp. Strömung, 3) die zum Durchpressen durch die Lücken im Gewebe des Zugangs, 4) die zur Überwindung der Schwerkraft, um in dem Anhange in die Höhe zu steigen, und zum Schluß die Kompensierung des Muskeldruckes des Leibesschlauches. Eine solche Summe von Kräften kann doch unmöglich einem Spermatogonium innewohnen, und sollte es selbst dieselbe besitzen, mit welcher Gefahr wäre dies für die Spermatozoen verknüpft, sie würden bald von ihm abgestreift sein. Hierzu kommt noch die Beschaffenheit des Stroma der Anhänge“ etc.

Diesen Auseinandersetzungen muß ich mich anschließen, aber nicht nur aus den oben angeführten Gründen, sondern auch aus wichtigen, vergleichend anatomischen Befunden. Auf Querschnitten durch Allolobophora findet man in den Genitalsegmenten, in den von den Dissepimenten abgegrenzten Teilen der Leibeshöhle alle Stadien der Entwickelung der Spermatoblasten, bis zu einzelnen, in der Leibeshöhle sich befindenden reifen Spermatozoen, die wahrscheinlich zu Grunde gehen. Nun kann man annehmen, diese, so entwickelten Spermatozoen und Spermatoblasten stammen von solchen Spermamutterzellen ab, die sich von den Hoden losgelöst haben und nicht in die Samenblasen hineingekommen sind, sondern in der Leibeshöhle ihre Entwickelung durchmachen, um entweder zu Grunde gehen, oder bei einer Kopulation durch die Trichter mit entleert zu werden. Es ist jedoch auch nicht recht einzusehen, auf welche Weise jene Samenzellen, die in die Samenblasen hineingerathen sollen, durch die kleine Öffnung in der Wand der Dissepimente in dieselben hineinkommen, denn ein Flimmerepithel an der Mündung der Samenblasen habe ich nicht nachzuweisen vermocht, ebenso wenig, wie die BLOOMFIELD'sche Figur richtig ist,

wonach die Samenblasen durch einen Kanal mit den Samentrichtern in Verbindung stehen sollen. Es könnte auch sein, daß blos in den Jugendstadien eine Einwanderung von Spermamutterzellen geschähe; daß vielleicht zu einer gewissen Zeit, die bis jetzt den Beobachtungen entgangen ist, sich an der Einmündungsstelle ein Flimmerepithel vorfindet, wodurch die Spermatoblasten in die Samenblasen hineinbefördert werden; dem widerspricht aber der Umstand, daß man in alten Samenblasen die verschiedensten Entwickelungsstadien vorfindet, von einfachen Zellen bis zu Spermabündeln, — denn fände erster Fall wirklich statt, so müßten in reifen Samenblasen sich die ältesten Stadien, also vielleicht nur Bündel von Spermatozoen vorfinden. Daß zu allen Zeiten Spermamutterzellen einwandern, dem stehen eben jene Bedenken, die Neuland äußert, im Wege. Ich meinerseits bin nun der Ansicht, daß auch die Samenblasen selbst wirklich als Keimlager für die Spermamutterzellen anzusehen sind, — und man findet in ihnen ja auch die jüngsten Stadien derselben, — so daß wir also bei den Regenwürmern zwei Keimepithelien vorfinden, einmal jene von Hering Hoden genannten Körperchen, und zweitens die Samenblasen, die Hoden D'Udekems. Die aus ersteren sich entwickelnden Spermamutterzellen entwickeln sich bei den mit einer medianen Samenkapsel versehenen Lumbriciden in dieser, bei den anderen Arten, z. B. Allolobophora, frei in der Leibeshöhle, — die von letzteren abstammenden Spermatoblasten entwickeln sich in ihnen selbst. Bei den terricolen Oligochaeten ist also das Keimlager auf jene beiden Stellen der Genitalsegmente reduciert, während bei den niederen Anneliden die verschiedensten Stellen des Peritoneums befähigt sind, Keimzellen zu produzieren.

Als weibliche Geschlechtsdrüsen findet man bei allen Lumbriciden an der Hinterseite des vorderen Septums im 13. Segment, in der Nähe des Bauchstrangs die Ovarien angeheftet, — kleine, weißliche Kegel, die in eine lange, mit Anschwellungen versehene Spitze auslaufen. An der Basis dieses Kegels liegen die jungen Eier, je weiter wir nach vorn kommen, je älter werden dieselben, — die Anschwellungen an der Spitze bezeichnen zum Verlassen des Ovariums reife Eier. Das Ovarium ist von einer dünnen, mit stark sich färbenden Kernen versehenen Peritonealschicht umgeben. Über ihre Entwickelung liegen nur die Untersuchungen Bergh's vor; danach findet dieselbe in ganz ähnlicher Weise, wie die der von ihm Hoden genannten Körperchen statt, die Ovarien entstehen als Wucherungen des Peritoneum.

Die Leitungswege der Geschlechtsprodukte.

Als Leitungswege für die männlichen Geschlechtsprodukte fungieren bei den Lumbriciden die vasa deferentia; zu je einem Geschlechtssegment gehört beiderseits ein vas deferens, das mit einem großen, gefältelten Trichter beginnt, der an dem hinteren Dissepimente des Segmentes befestigt ist. Bei den mit einer medianen Samenkapsel versehenen Arten ist der Trichter von dieser eingeschlossen, bei L. turgidus, L. riparius liegt derselbe frei in der Leibeshöhle, und findet man ihn sofort beim Öffnen eines Wurmes. Bei Allolobophora subrubicunda ist er in den von den Dissepimenten gebildeten Sack mit eingeschlossen. Bei L. agricola ist seine Form von Hering bereits genau beschrieben worden; er wird hier von einer vielfach gefalteten, zarten, weißen Membran gebildet, deren innere Seite lebhaft flimmert. Etwas anders ist derselbe bei Allolobophora gebaut. Der Trichter erscheint hier als aus zwei einander gegenüberliegenden, langgestreckten Lippen bestehend, deren innere Seite mit Flimmerepithel ausgerüstet ist. Die Zellen sind sehr hoch und mit großen, schönen Kernen versehen. Nach hinten zu endigt der Trichter in einen Kanal, der bei L. agricola, am Anfang vielfach gewunden, dann zu beiden Seiten des Bauchstranges verläuft; die Kanäle vom vorderen und hinteren Trichter vereinigen sich sofort im 12. Segment bei L. agricola; bei Allolobophora laufen sie beide getrennt neben einander her bis in die Nähe des 14. Segments, hier vereinigen sie sich, steigen tiefer in die Längsmuskelschicht herab und münden im 15. Segment nach außen. Sie bestehen aus einem von mehreren schönen, hohen Zellen gebildeten cylindrischen Rohr, dessen intercelluläres Lumen mit lebhaft sich bewegendem Flimmerepithel versehen ist. Über die Entstehung der Samentrichter und vasa deferentia liegen bei den Lumbriciden die Untersuchungen Bergh's vor, die mit den Untersuchungen Vejdovsky's an anderen Oligochaeten im wesentlichen übereinstimmen.

Danach bilden sich die Trichter als Verdickungen des Peritoneum an der Wand der Segmentaltrichter. Diese Verdickungen heben sich nachher ab, und werden zu den Samentrichtern, ähnlich, wie bei den übrigen Oligochaeten; hier finden sich beim jungen Tiere in den Genitalsegmenten anfangs nur Segmentalorgane, die mit der Entwickelung der Geschlechtsorgane degenerieren. Die Samentrichter entstehen hier als Verdickungen des Peritoneum an der Vorderseite der Dissepimente und wachsen nachher nach hinten

zu einem soliden, später hohl werdenden Strange, den vasa deferentia aus. Bei Lumbriciden hat BERGH die Entstehung des vas deferens nicht verfolgen können, und auch mir ist es nicht gelungen, dieselbe nachzuweisen. Nur so viel steht fest, daß es ursprünglich solide Zellstränge sind, die erst nachträglich hohl werden.

In ähnlicher Weise, wie die Samenleiter sich entwickeln, entstehen auch die Leitungswege für die zur Reife gelangten Eier. Sie liegen im 14. Segment und beginnen, an der Hinterseite des 13. Segments, dem Ovarium gegenüber, mit einem Trichter, der nach hinten in einen Kanal, den Ovidukt übergeht. Dieser verläuft im 14. Segmente schräg nach unten und außen und mündet in der Mitte des 14. Segments nach außen. An dem vorderen Septum des 14. Segments, an der Hinterseite des Trichters, findet man dann ein mit zahlreichen Gefäßen versehenes, weißes Bläschen, das receptaculum ovorum, ein Organ, das als homolog den Samenblasen angesehen wurde. Dasselbe besteht, ähnlich wie diese, aus mehreren, bindegewebigen Kammern, in denen die reifen Eier liegen. Rücksichtlich ihrer Funktion sind sie jedoch wohl nicht mit ihnen zu homologisieren, sie haben wahrscheinlich nur die Aufgabe, den Eiern, die in reifem Zustande den Eierstock verlassen, als Aufbewahrungsort zu dienen. Was ihre Entstehung, sowie die der Ovidukte angeht, so folgen wir der Darstellung BERGH's. Beide Organe entwickeln sich unabhängig von einander, die Ovidukte, resp. ihre Trichter, ähnlich wie die Samentrichter, als Verdickungen des Peritoneum an der Seite der Segmentaltrichter; die receptacula als Verdickungen des Peritoneum der Dissepimente. Erst nachträglich treten beide Organe mit einander in Verbindung. Wir sehen also, daß sowohl in der Entstehung, als vielleicht auch bis zu einem gewissen Grade der histologischen Differenzierung beider Organe, der männlichen Samenblasen und der receptacula ovorum eine große Ähnlichkeit nicht zu verkennen ist, sie mögen auch homolog sein, aber in ihrer Funktion und ihrer Beziehung zu den Samenleitern resp. Eileitern sind sie gänzlich voneinander verschieden, — und die Beschaffenheit der receptacula ovorum kann nicht als ein Beweis gegen die Hodennatur der Samenblasen angeführt werden.

Die Samentaschen.

Diese, von den frühesten Beobachtern als Hoden gedeuteten, weißen Bläschen liegen bei L. agricola an der Bauchseite des 9.

und 10. Segments mit einem kurzen Stiel angeheftet. Dieser Stiel wird von einem Kanal durchzogen, der zwischen den Furchen des 9., 10. und 11. Segmentes nach außen mündet. Entsprechend ihrer Funktion sind sie von einem dichten Gefäßnetze umgeben. Ein Zusammenhang zwischen ihnen und übrigen Geschlechtsorganen existiert nicht. Auf die Lageverschiedenheit der Samentaschen bei den verschiedenen Arten hat zuerst D. Rosa und zu gleicher Zeit auch Bergh hingewiesen. Bei L. agricola, L. purpureus, L. foetidus, L. rubellus und L. complanatus, ebenso wie bei Allolobophora subrubicunda finden sich dieselben im 9. und 10. Segment, ihre Ausführungskanäle laufen nach hinten und münden in den Furchen zwischen dem 9., 10. und 11. Segment. Bei L. turgidus aber liegen die Samentaschen im 10. und 11. Segment, ihre Ausführgänge laufen ein wenig nach vorn, und die Mündungen liegen ebenfalls zwischen dem 9., 10. und 11. Segment. Bei L. riparius findet sich nach Bergh noch ein vorderes Paar im 9. Segment, so daß also hier 3 Paare von Samenblasen vorhanden sind. Auch ihre Lage zu dem Bauchstrange ist eine verschiedene, wie Bergh's sorgfältige Untersuchungen beweisen. Bei L. foetidus liegen die Samentaschen weit mehr gegen die dorsale Medianlinie hinauf, als bei L. agricola, L. purpureus und L. turgidus, und ihre Ausführgänge münden weit oberhalb der äußersten Borstenpaare nach außen. Noch höher liegen dieselben bei der von mir untersuchten Allolobophora-Art. Beide Samentaschen liegen ganz dicht bei einander, in der dorsalen Medianlinie und ihre Mündungen in dieser, so daß es den Anschein hat, als wäre nur eine einzige Öffnung vorhanden. Der histologische Bau der Samentaschen zeigt ein deutliches Cylinderepithel, das nach außen von einer sehr gefäßreichen Bindegewebslage umgeben ist. Sie entstehen, wie Bergh und Vejdovsky übereinstimmend angeben, als Einstülpungen des Ektoderms.

Die physiologische Funktion der Samentaschen als receptacula seminis hat Hering zuerst nachgewiesen, und zwar vorzüglich infolge ihres Verhaltens bei der Begattung, wo, wie Hering beobachtet hat, die aus der vulva des einen Wurmes hervortretenden Samentropfen durch die Bewegung des Gürtels in die Öffnung der Samentaschen des anderen Wurmes hineingepreßt werden.

II. Die Exkretionsorgane der Lumbriciden.

Als Exkretionsorgane fungieren bei allen Anneliden die sogenannten Segmentalorgane. Dieselben sind bei den Lumbriciden zuerst von GEGENBAUR genauer untersucht worden, der auch ihre Funktion, Exkrete aus dem Körper zu schaffen, zuerst erkannte. Nachher waren sie wiederholt Gegenstand der Untersuchung, besonders ihre Beziehung zu den Geschlechtsorganen, worauf wir später noch zurückkommen werden.

Obgleich die Homologie der als Exkretionsorgane bezeichneten Organe bei allen Anneliden durchaus noch nicht bewiesen ist, so nehmen wir doch vorläufig dieselbe an. Wir werden nachher noch auf diese Frage zurückkommen. Ebenso schließen wir uns vorläufig der allgemeinen Bezeichnung der Urniere an und bezeichnen als solche das im Embryo des Regenwurms sich findende Exkretionsorgan, indem wir uns vorbehalten, den Begriff der Urniere später zu fixieren und die Ausdehnung seiner Anwendbarkeit sowie die Homologie dieses Organes mit anderen als Urnieren bezeichneten der übrigen Anneliden zu erörtern.

Wir betrachten zuerst:

Die embryonalen Exkretionsorgane.

Die embryonalen Exkretionsorgane (Kopfniere, Urniere) sind am längsten bei den Mollusken bekannt. Schon LAURENT, VAN BENEDEN und O. SCHMIDT haben dieses Organ beschrieben, aber seine eigentliche Bedeutung noch nicht erkannt. VAN BENEDEN hatte dasselbe als ruban latéral bezeichnet, aber nicht in seinem Zusammenhange mit einem Ausführgang beobachtet, wie LAURENT, der es schon mit der Niere in Verbindung brachte. Erst GEGENBAUR beschrieb diese Organe bei Limax, Clausilia und Helix genauer und benannte sie — als eine Art Niere, die nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens thätig ist — „Urniere". — Sie erscheint hier paarig am vorderen Teile der Leberanlage als ein gebogener Schlauch, der bei Limax mit mehreren kurzen, astartigen Fortsätzen versehen ist. Bei Helix wurde dieselbe auch schon von MECKEL gesehen: „bei dem Embryo von Helix sieht man am 9. Tage nach der Furchung schon deutlich die gelben Harnzellen, und am 11. Tage sind sie vollkommen ausgebildet; es haben jetzt

die größten einen Durchmesser von 0,02 ''', so daß man sie mit der Lupe einzeln unterscheidet. Hier läßt sich auch der Bau der Harnzellen vorzüglich gut erkennen. Vom 21. Tage, wo die von mir beobachteten Jungen auskrochen, verschwinden allmählich die großen Zellen und machen kleineren Platz."

Später wurden diese Urnieren bei Süßwasserpulmonaten von Fol, Rabl und Bütschli aufgefunden. Letzterer beschreibt dieselben, entsprechend wie Fol, folgendermaßen:

„Von einem rundlichen, mit weiter, von Flüssigkeit gefüllter Höhle versehenen Sack entspringt in der Richtung nach dem Mund zu eine ziemlich lange Röhre, die sich in der Gegend des Augenbläschens mit einem Trichter frei öffnet. In dieser Röhre bemerkt man sehr lebhafte Flimmerbewegung, die den Anschein einer sehr lebhaft sich schlängelnden Wellenlinie hervorruft, deren Bewegung von der Trichteröffnung nach dem Sacke zu stattfindet. In geringer Entfernung von dem Ursprung dieser Trichterröhre entspringt aus dem Sack noch eine zweite kürzere, jedoch weitere Röhre, die nach dem Fuß zu verläuft. In dieser Röhre vermutet man sogleich den Ausführungsgang des ganzen Apparates, der sich nach den übereinstimmenden Angaben von Rabl und Fol durch Einstülpung von dem Ektoderm her bilden soll."

Unter den Anneliden sind die embryonalen Exkretionsorgane am längsten bei Hirudineen bekannt. Hier sind dieselben zuerst von Rathke (Entwickelung von Nephelis) und kurz darauf von Leuckart beschrieben worden. „Sehr bald nach der Anlage des Bauchstreifens stößt man bei den Hirudineen-Embryonen auf eine neue Bildung. Es sind drei Paare schlingenförmig zusammengewundene Stränge, die sich symmetrisch über die beiden Körperseiten verteilen und der hinteren Hälfte der Bauchfläche angehören. Die drei Paare liegen in kurzen Abständen hintereinander und sind derart entwickelt, daß sie von vorn nach hinten an Größe allmählich abnehmen." Leuckart fügt dann noch die Vermutung hinzu, daß diese Gebilde zu der Innenfläche der Körperwand, der sie aufliegen, ganz dieselben genetischen Beziehungen haben, wie der Bauchstreifen. Am eingehendsten hat Bergh die Urnieren bei Aulastoma beschrieben: hier sind konstant vier Paar derselben vorhanden, die an der Ventralfläche des Embryo liegen und kreisförmig geschlossene, aus zwei Zellreihen zusammengesetzte Organe darstellen. Sie entstehen als Sprossung einfacher Zellreihen von dem Außenrande der Rumpfkeime, — jede dieser Zellreihen bildet später am lateralen Ende eine Anschwellung, deren Verbindungs-

strang mit den Rumpfkeimen noch später reißt. Die Zellen der Anschwellung weichen auseinander und stellen so einen in ihrer größten Ausdehnung von zwei Zellreihen gebildeten Kreis dar — in und zwischen den Zellen entstehen Kanäle, — mehrere nebeneinander. In keinem einzigen Stadium der Entwickelung hat BERGH innere oder äußere Öffnungen an den Urnieren nachweisen können.

Bei den Gephyreen hat SPENGEL die Urnierengänge nachgewiesen, und zwar bei Bonellia. Hier findet man vor den Borsten, zwischen diesen und der Mundöffnung, ein Paar äußerst zarter, schwer sichtbarer Schläuche. Es sind frei in die Leibeshöhle hineinragende Kanäle mit dünner Wandung, in welcher man ein Epithel und einen Peritonealüberzug unterscheidet, und engem, jedoch deutlichem Lumen. Innere sowie äußere Mündung und Wimperung konnte SPENGEL nicht entdecken. — Ferner beschreibt VEJDOVSKY bei Sternaspis, einer Zwischenform in der Nähe der Gephyreen, embryonale Excretionsorgane. Hier finden sich bei entwickelteren Larvenstadien ein Paar frei in der Leibeshöhle liegender Kanäle, die beinahe in der Mitte der Bauchseite liegen. Ihre Wandungen sind dünn, das Lumen ziemlich weit und augenscheinlich mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt. Eine äußere und innere Mündung konnte VEJDOVSKY der dunklen Ektodermzellen wegen nicht beobachten, ebenso war an denselben eine Wimperung nicht zu unterscheiden.

Von den Chaetopoden haben CLAPARÈDE und MECZNIKOW, wenn auch unbewußt, zuerst die Urnieren gefunden. Sie beschreiben nämlich bei einer Larve der Phyllodociden-Familie im Kopflappen ein eigentümliches, hohles Organ *(n)*, das sie als eine Drüse deuten, das aber, der Figur nach zu urteilen, der Urniere entspricht. Außerdem liegen über die embryonalen Exkretionsorgane noch die Beobachtungen HATSCHECK's, VEJDOVSKY's und CALDWELL's vor. Letzter beschreibt dieselben an der Larve von Phoronis als zwei an den Seiten des Körpers liegende, intercelluläre, mit Flimmerbewegung versehene Kanäle, die sich getrennt zu beiden Seiten nach außen öffnen, deren innere Öffnung CALDWELL aber in keinem Stadium des freischwimmenden Larvenlebens entdecken konnte. Der Kanal endigt nach der Leibeshöhle durch eine Reihe eigentümlich geformter Zellen, ähnlich den von HATSCHECK bei Echiurus beschriebenen Endzellen der Exkretionsorgane: „Each cell has a nucleus and processes similar to those of ordinary mesoblast cells. By one of these the cell is attached to the end

of the large canal. This process is larger than the free processes, and has a cylindrical form. By the canal formed inside the cylinder, small brown concretions seen in the cell itself pass into the large canal, and so to the exterior. These excretory cells, with their fine canals, increase in number with the growth of the larva. They float freely in the body-cavity in front of the septum." Die exkretorischen Endzellen sind Abkömmlinge des Mesoderms, einfache, zu jener charakteristischen Form umgewandelte Mesodermzellen.

Bei der Polygordius-Larve fand Hatscheck eine eigentümliche Entstehung der Exkretionsorgane, und zwar sollen sich hier die definitiven Segmentalorgane aus dem embryonalen Larven-Exkretionskanale absondern; ob diese Entstehung richtig ist, ist sehr fraglich, denn weder Bergh noch Vejdovsky ist es gelungen, dieselbe bei Polygordius wiederzufinden, ebenso wie die Entstehung der Segmentalorgane anderer Chaetopoden nicht hiermit übereinstimmt; jedenfalls aber hat Hatscheck bei der Polygordiuslarve die embryonalen Exkretionsorgane gesehen und beschrieben.

Sie bestehen aus einem Paar bewimperter Schläuche, die sich mit dem vorderen Ende durch einen, im älteren Stadium mehrere Trichter in die Kopfhöhle öffnen und mit dem anderen Ende am vorderen Rande des Rumpfes nach außen öffnen. Vejdovsky ferner hat die embryonalen Exkretionskanäle bei einer ganzen Reihe von Oligochaeten gefunden. Er sagt hierüber, daß er dieselben sowohl bei Naidomorphen und Chaetogastriden als bei Aeolosoma gefunden habe. „In den sich bildenden Pharyngealsegmenten einer jungen Nais, die noch mit dem alten Tiere zusammenhängt, erscheinen die embryonalen Exkretionsorgane als langgestreckte, lebhaft wimpernde Kanälchen, deren äußere und innere Mündung mir zu entdecken nicht gelang." Bei Chaetogaster kommen diese Organe in demselben Stadium der Entwickelung zum Vorschein, erinnern aber, was die Lage anbelangt, an die Exkretionsorgane von Rhynchelmis. Es sind lange, zu beiden Seiten des eingestülpten Pharynx und des alten Magendarms verlaufende, dünnwandige Kanälchen, die aber nicht wimpern. Ob sie sich nach außen öffnen, ob sie direkt mit der Leibeshöhle kommunizieren oder nicht, konnte Vejdovsky nicht unterscheiden, doch scheint es, „als ob das Lumen des Exkretionskanales mit dem des Oesophagus zusammenhängt. Am besten kennt Vejdovsky die embryonalen Exkretionsorgane bei Aeolosoma tenebrarum. Sie erscheinen zuerst in solchen Zooiden, bei welchen

äußerlich der mit schwach wimpernden Kopfgruben etwas angeschwollene Kopflappen kenntlich ist, aber noch den alten Magendarm aufbewahrt. Zu beiden Seiten des letzteren erscheinen ein Paar dickwandiger, aus glänzenden Zellen bestehender, hohler Bläschen, die innerhalb mit beweglichen Wimpern ausgestattet sind. Mit dem unteren, verengten Ende hängen sie mit der Leibeswandung zusammen, ohne daß sie aber nach außen zu münden, — das obere, etwas zur Rückenseite gerichtete Ende ist angeschwollen und geschlossen. Bei Aeolosoma dauern diese merkwürdigen Organe nur eine äußerst kurze Zeit, denn in den nächsten Stadien der Entwickelung findet man keine Spur davon. Selbst zur Zeit, als sich der neue Pharynx einstülpt, sind die provisorischen Excretionsorgane bereits verloren gegangen."

So weit die Beobachtungen VEJDOVSKY's.

Es liegt nun die Frage nahe, ob bei allen Oligochaeten diese scheinbar doch konstanten Organe vorhanden sind, — vor allem bei den terricolen Oligochaeten, deren Embryonen allerdings schon vielfach untersucht sind, bei denen man aber bei keinem der Autoren eine Andeutung über diese Organe findet. Allein auf Querschnitten diese Organe zu studieren, schien mir nicht ratsam, und ich beschloß daher, zuerst den lebenden Embryo zu untersuchen und dann Schnittserien durch denselben anzufertigen, wenn ich auch nicht viel Hoffnung auf Gelingen hatte, da die Embryonen der Lumbriciden wegen der dunklen Endodermzellen kein günstiges Objekt zu derartigen Untersuchungen bieten. Als Material benutzte ich Kokons von Allolobophora, die mir in genügender Zahl zu Gebote standen. Der Embryo wurde vorsichtig herauspräpariert und in einer 0,5procentigen Kochsalzlösung untersucht und gezeichnet. Darauf fixierte ich denselben mit einer Mischung von 2 T. Sublimat und 1 T. Kleinenberg'scher Pikrinschwefelsäure, färbte in ganz schwachem Boraxkarmin, härtete in Alkohol bis zu absolutem Alkohol und führte von diesem das Objekt vermittelst der Senkmethode in Chloroform über, dann wurde in weichem Paraffin eingebettet und in einem kalten Zimmer geschnitten. Hauptsächlich richtete ich mein Augenmerk darauf, das Objekt nicht zu stark zu erhitzen, nicht über 40° C, da ich erfahren hatte, daß bei stärkerem und längerem Erhitzen so zarte Objekte keine guten Resultate lieferten.

Das jüngste Stadium, welches ich untersuchte, war das in Fig. 5 abgebildete. Auf dem Querschnitte sieht man Ektoderm, Entoderm und die zwei großen Mesodermzellen. Die Cilien, die

an einer Stelle des Körpers ganz deutlich zu beobachten waren, konnte ich auf den Schnitten nicht auffinden und kann daher auch nicht genau die Stelle angeben, an der sich dieselben befinden, wahrscheinlich waren sie dort, wo sich der Oesophagus einzustülpen beginnt. Überhaupt war auf diesem Stadium nur sehr wenig zu erkennen, einmal wegen der großen Undurchsichtigkeit der Entodermzellen und ferner wegen der fortwährend rotierenden Bewegung des Körpers. Durchsichtiger wurden die Embryonen in den späteren Stadien, wo sie die Wurmform anzunehmen beginnen und der Oesophagus sich schon zum Teil eingestülpt hat. Hier ist der ganze Körper mit Cilien bedeckt, die besonders stark an der späteren ventralen Seite des Tieres und in der Gegend des sich einstülpenden Pharynx entwickelt sind. Auf diesem Stadium sieht man deutlich den Urkeimstreifen mit der großen, hinteren Zelle und den einzelnen sich abgrenzenden Ursegmenten. Der Oesophagus ist noch nicht bis zum Urdarm durchgebrochen. Bei allen Embryonen, die ich in diesem Stadium untersuchte, fand ich jene als Urnieren bezeichneten Kanäle vor. Ich will gleich bemerken, daß ich an einem und demselben Embryo das in Fig. 6 wiedergegebene Bild nicht erhalten habe, sondern daß dasselbe aus mehreren Figuren zusammengestellt ist. Ich glaube jedoch berechtigt zu sein, die verschiedenen Bilder zu einem zu ergänzen, da es manchmal nicht möglich war, wegen der Lage und der fortwährend rotierenden Bewegung des Embryo überhaupt etwas von dem Kanale zu sehen. Bald sah man nur den einen Teil, bald nur den anderen. Trotzdem blieb mir aber, besonders durch das Studium der Schnitte, kein Zweifel über das Vorhandensein und die Lage der Kanäle, wie es in der Figur wiedergegeben ist.

In dem dem Oesophagus entgegengesetzten Teile des Embryo findet sich ein mit lebhafter Wimperung versehener Kanal, dessen Wimpern in der Richtung nach vorn zu schlagen. Dieser mit ziemlich weitem Lumen versehene Kanal scheint aber bald zu degenerieren, denn es war mir nur zweimal, und zwar auf den jüngsten Stadien, auf denen ich die Urnieren fand, möglich, denselben deutlich in seiner ganzen Ausdehnung zu sehen. Auf welche Weise er mit der Leibeshöhle in Verbindung steht, konnte ich wegen der Dunkelheit der entodermalen Zellen, in denen er sich verlor, nicht erkennen. Nach vorn mündet er in eine geräumige Höhle, die mit kräftig schlagenden Wimpern versehen ist und sich nach außen zu durch eine kreisrunde Öffnung öffnet, nach der zu die Wimpern sich bewegen. Diese Ausführöffnung habe

ich in zwei Fällen ohne jeden Zweifel deutlich wahrgenommen, und die Zeichnung ist danach ausgeführt, — jedoch auf späteren Stadien, wo namentlich der vordere Teil der Urniere deutlich ausgebildet erscheint, war diese Höhle nicht mehr zu sehen, und auf Schnitten erschien es mir, als wäre die Höhle abgeflacht und läge dicht unter dem Ektoderm. Der vordere Teil des embryonalen Exkretionskanales war jedoch jedesmal zu verfolgen. Er zog sich von der Gegend des Pharynx herunter an der dorsalen Seite, und die Wimperung bildete eine nach der Urnierenhöhle gerichtete, lebhaft sich schlängelnde Wellenlinie. Nie aber konnte ich am lebenden Embryo ermitteln, auf welche Weise dieser Kanal sich nach dem Inneren des Körpers öffnet, selbst bei starker Vergrößerung sah man denselben nur spurlos in der Nähe der sich bildenden Kopfhöhle verschwinden. In den späteren Stadien tritt dieser Kanal noch stärker hervor, am besten habe ich ihn sehen können, wenn in dem Embryo schon die ersten drei Segmentalorgane fungieren. Er verläuft hier von der Kopfhöhle aus dicht unter dem Ektoderm gerade nach hinten bis in die Gegend des 4. Segments, wo er, wie es schien, nach außen mündete. Die Flimmerung war deutlich in demselben zu bemerken, wenn auch das Lumen schon geringer geworden war. Bald darauf verschwinden diese Exkretionskanäle dann gänzlich, in Embryonen, die schon ganz die Wurmform angenommen hatten, war nichts mehr davon zu entdecken.

Was die Histologie dieser Kanäle betrifft, so findet man auf Schnitten, daß es ein einzelliger Strang ist, in dem sich ein intracellulärer, mit Wimpern besetzter Kanal findet. Dieser Strang zieht sich auf der späteren dorsalen Seite zwischen Ektoderm und Entoderm hin und ist durch feine Muskelfasern an der Leibeswand befestigt. Das vordere Ende des Stranges läuft in eine große Zelle aus, die von mehreren Kanälen durchbrochen ist, welche sich in die Kopfhöhle des Embryo öffnen. Diese Exkretionszelle würde dann dem „Endtrichter" an dem Exkretionskanal der Polygordiuslarve entsprechen.

Ich habe diese Organe sogleich als Nieren bezeichnet und sie den ähnlichen embryonalen Exkretionsorganen der übrigen Oligochaeten homolog gesetzt. Für ihre exkretorische Funktion sprechen die starke Flimmerbewegung, die an ihrer Mündung angehäuften, festen Partikelchen, wahrscheinlich Exkretionsstoffe, und ihr Degenerieren mit dem Auftreten der bleibenden Exkretionsorgane und schließlich der übereinstimmende Bau mit dem embryonalen

Exkretionsorgane des Polygordius, über dessen exkretorische Funktion wohl kein Zweifel herrscht. Bei den Lumbriciden haben diese Kanäle also, wie wir gesehen, ihre spezifische Funktion; ob auch bei den anderen Oligochaeten, mag noch dahingestellt bleiben, wie denn überhaupt über diese Organe eine ziemliche Unsicherheit und Unklarheit noch herrscht. Wir kennen unter den Oligochaeten diese Organe bis jetzt bei Aeolosoma, den Naidomorphen und Chaetogastriden, bei Rhynchelmis und Allolobophora, aber fast bei allen sind sie sowohl bezüglich ihrer Lage, speziell ihrer Mündung, als auch vielleicht ihrer Funktion verschieden. Eine äußere Mündung ist nach Vejdovsky weder bei Aeolosoma noch Nais und Chaetogaster vorhanden, ebenso wie die innere Öffnung fehlt. Es sind nun entweder diese Organe bei den drei Arten überhaupt keine Exkretionsorgane und also nicht als Urnieren zu bezeichnen, — da sie eben infolge ihres Baues nicht Stoffe aus dem Inneren des Körpers herausbefördern können — oder aber, was mir wahrscheinlicher dünkt, die Mündung dieser Organe ist so schwer zu finden, daß sie den Beobachtern bis jetzt entgangen ist.

Vejdovsky sieht in diesen Röhren nur vererbte Organe, die gleich am Anfange ihrer Entwickelung degenerieren, indem die Exkretionsfunktion von anderen, in den Zooiden vorhandenen, sogenannten Segmentalorganen übernommen wird, eine Ansicht, die wohl nicht stichhaltig ist; denn wenn jene Exkretionsorgane, wie sie bei Rhynchelmis und Allolobophora vorkommen, bei jenen drei Arten wirklich gleich am Anfange degenerieren, so würde doch wahrscheinlich zuerst das Wimperepithel schwinden, und erst später die Mündung des Organes, und nicht das Organ wimpern und dabei jeder Mündung entbehren.

Aber auch zwischen den embryonalen Exkretionsorganen von Rhynchelmis und Allolobophora findet sich eine Verschiedenheit in Betreff ihrer Mündung und der Richtung, in der die Wimpern schlagen. Bei Rhynchelmis liegt die Mündung derselben zu beiden Seiten des Oesophagus, und das Ende derselben erstreckt sich nach den hinteren Segmenten zu, — bei Allolobophora dagegen haben wir ein System von Kanälen, die sowohl im vorderen als hinteren Teile des embryonalen Tieres verlaufen und gemeinsam in eine Höhle enden. Die Mündung derselben liegt ungefähr dort, wo beim erwachsenen Tiere sich der dorsale Teil des vierten Segments befindet.

Es fragt sich nun, ob diese bei den Embryonen der Oligochaeten auftretenden Exkretionsorgane als unabhängig von den definitiven

Segmentalorganen anzusehen sind, d. h. als Urniere oder Vorniere bezeichnet werden können, und ferner, ob sie den embryonalen Exkretionskanälen der übrigen Anneliden gleichzusetzen sind.

Als Urniere hat man die im embryonalen Stadium gewisser Anneliden auftretenden Exkretionsorgane bezeichnet, die mit der beginnenden Entwickelung der definitiven Segmentalorgane degenerieren. Bei den Oligochaeten gehören dieselben im Gegensatze zu den bleibenden der Rückenseite an. Sie entstehen zu der Zeit, wo sich der Körper noch nicht in die einzelnen Segmenthöhlen gegliedert hat. Was ihre Beziehung zu den Urnieren der übrigen Anneliden betrifft, so besteht entschieden eine große Übereinstimmung im histologischen Bau. Der sog. „Endtrichter" der Kopfniere der Polygordiuslarve ist ähnlich gebaut wie die „Endzelle" bei den Lumbriciden. Nach FRAIPONT's Untersuchungen sind die „côtes rayonnantes, qui soutiennent la membrane de l'entonnoir", hohle Kanälchen, „qui se terminent en cul-de-sac à leur extrémité libre et qui débouchent en arrière dans un espace polygonal, qui n'est en rapport qu'avec la lumière du canal excréteur." Diese Beschreibung steht allerdings nicht im Einklange mit den Untersuchungen HATSCHECK's, wonach der eigentliche Kanal durch einen offenen Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen soll, — aber nach den Untersuchungen VEJDOVSKY's und BERGH's scheint es, als ob man auf diese Untersuchungen HATSCHECK's nicht zu viel Gewicht legen dürfte. Sehen wir also davon ab und nehmen wir die Ansicht FRAIPONT's als die richtige an, so haben wir sowohl bei Lumbriciden als bei Polygordius als Urniere ein zur Kopfhöhle gehöriges, intracelluläres Exkretionsorgan, dessen Lumen durch mehrere Kanälchen mit der Kopfhöhle in Verbindung steht. Bei Polygordius sind diese Kanälchen durch eine zarte Membran verbunden, bei den Lumbriciden sind sie die intracellulären Gänge einer einzigen „Exkretionszelle". Im Vergleich mit letzteren repräsentiert also der Endteil der Polygordius-Kopfniere den Formwert einer einzigen Zelle. Die Kopfniere des Polygordius setzt nun FRAIPONT dem Exkretionssystem der Echiuridenlarve gleich, und zwar betrachtet er die großen Kanäle der Echiuriden-Niere dem einen großen Kanale, und die feinen Endästchen bei Echiuriden den Endkanälchen der Polygordiuskopfniere als homolog. Diese Urniere der Echiuriden leitet dann also hinüber zu dem Wassergefäßsystem der Plathelminthen und Rotiferen, und wir schließen uns der Ansicht von der Homologie beider Organsysteme aus Mangel einer besseren Er-

klärung an, jedoch nicht, ohne ein gewisses Bedenken dabei zu empfinden.

Über die Homologie der embryonalen Exkretionsorgane mit den Urnieren der Hirudineen äußert sich Balfour allerdings: „die provisorischen Exkretionsorgane des Blutegels lassen sich jedenfalls nicht mit den vorn liegenden provisorischen Organen von Polygordius identifizieren“; mit anderen Worten, die embryonalen Exkretionsorgane der Hirudineen und übrigen Anneliden sind verschieden. Indessen hat Bergh mit Rücksicht auf seine Untersuchungen an Aulastoma diese Frage eingehend erörtert und kommt dabei zu dem jedenfalls richtigen Resultate, daß einer Homologie dieser beiden Organsysteme nichts im Wege steht.

Wenn wir oben den Begriff der Urniere so festgestellt haben, daß es Exkretionsorgane sind, die später degenerieren, so sind allerdings damit jene Segmentalorgane nicht inbegriffen, die z. B. bei Chaetogastriden in den ersten Segmenten des Tieres entstehen und nachher wieder verschwinden. Diese sind bezüglich ihrer Entstehung und Gestalt den in den hinteren Segmenten fungierenden vollkommen gleich zu setzen. Wir kommen damit zu dem Verhältnis zwischen den embryonalen Exkretionsorganen und den definitiven, und es läge nahe, die Untersuchung Hatschek's für richtig anzunehmen, wonach letztere aus ersteren sich entwickeln sollen. Indessen hat Balfour schon aus rein theoretischen Gründen die Unmöglichkeit, resp. Unwahrscheinlichkeit dieser Entwickelung dargethan; sie wird auch durch die Ergebnisse der Entwickelungsgeschichte an anderen Anneliden nicht bestätigt. Die definitiven Exkretionsorgane entstehen unabhängig von den embryonalen, und ich glaube auch nicht annehmen zu dürfen, daß vielleicht die Kopfniere als Exkretionsapparat für das erste Segment anzunehmen wäre und den in den hinteren Segmenten entstehenden, später fungierenden übrigen Exkretionsorganen gleich zu setzen; der Bau vor allem der „Endzelle“ ist ein zu abweichender von dem des Trichters der definitiven Segmentalorgane, wenngleich auch der endgültige Beweis für die Verschiedenheit beider Organsysteme erst dann erbracht wäre, wenn man nachwiese, daß in demselben ersten Segment Urniere und definitives Segmentalorgan funktionieren, resp. vorhanden sind.

Die definitiven Exkretionsorgane (Segmentalorgane).

Die sogenannten Segmentalorgane sind für die terricolen Oligochaeten von Gegenbaur bereits sehr sorgfältig beschrieben

worden. Dieselben beginnen mit einem kleinen, frei in der Leibeshöhle flottierenden Trichter, der an der hinteren Wand des betreffenden Segments befestigt ist und in einen Kanal übergeht, der durch das Septum hindurchtritt und im nächsthinteren Segment zu dem vielfach gewundenen Organ wird. In diesem Segmente findet sich auch die äußere Öffnung. Über den feineren histologischen Bau derselben bei den Lumbriciden kann ich nur die Angaben VEJDOVSKY's darüber bestätigen: der Trichter wird von einer einzigen Zellenreihe gebildet und erscheint, von der Bauchseite gesehen, fächerförmig ausgebreitet. In der Profillage sieht man aber, daß der Trichter zweilippig ist, die früher fächerartig ausgebreitete Cylinderreihe erweist sich als eine Lippe, die über den unteren, niedrigen Lappen sich erhebt. Zwischen beiden vertieft sich das Organ zur Bildung des Flimmerkanales. Der fächerartige Teil besteht aus einer Reihe hoher, nach außen einen dichten Flimmerbesatz tragender Elemente, — jede Cylinderzelle besteht aus einem feinkörnigen Protoplasma, in welchem ein ovaler Kern eingebettet ist. Nach außen sind die Zellen von einer feinen Cuticula umsäumt, durch deren feine Porenkanälchen Flimmerhaare hervortreten. Äußerlich ist sowohl der Wimpertrichter als der Flimmerkanal mit Peritonealzellen besetzt.

Wenn so der Bau und die Lage bei Lumbriciden sowohl wie bei den übrigen Oligochaeten genügend bekannt ist, herrscht über die Entwickelung der Segmentalorgane eine große Unsicherheit. Vollkommen abweichend von den Angaben der übrigen Forscher sind die Ergebnisse der Untersuchungen HATSCHECK's an Criodrilus und Polygordius. Bei Criodrilus sollen sich die Segmentalorgane aus einem zelligen Längsstrange durch Abgliederung nacheinander bilden, und zwar aus Zellgruppen der Hautmuskelplatte, welche unmittelbar unter dem Ektoderm liegen und nachher erst in die Leibeshöhle rücken. Ähnlich soll die Bildung bei Polygordius vor sich gehen, und zwar soll von der Kopfniere aus zuerst ein wimpernder Längskanal nach hinten wachsen und aus diesem die einzelnen Segmentalorgane entstehen. Doch, wie schon oben bemerkt, ist es sehr fraglich, ob diese Beobachtungen richtig sind.

Die älteste Darstellung von der Entwickelung der Segmentalorgane beim Regenwurm giebt KOWALEVSKY: „Die jüngsten Segmentalorgananlagen zeigen einen kleinen Haufen von Zellen, welche auf der kaum gebildeten, vorderen Wand jedes Dissepiments

aufsitzen und frei in die Höhle des Segments hineinragen. Wenn man diesen Haufen genauer und bei stärkerer Vergrößerung mustert, so genügt es, um in demselben eine Ausstülpung der hinteren Wand der Dissepimente und in dieser schon ein schwach ausgesprochenes Lumen zu erkennen. Weiter wächst diese Ausstülpung zu einem länglichen, hinten noch blinden Schlauche, und nun treten die Flimmercilien auf". Das Zusammenwachsen des blinden Endes mit der äußeren Haut, ebenso die Bildung der inneren, trichterförmigen Öffnung des Segmentalorganes hat Kowalevsky nicht verfolgen können. Bei Rhynchelmis sollen die Exkretionskanäle ebenfalls nach den Angaben Kowalevsky's nicht als Einstülpungen der äußeren Haut entstehen, sondern aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen. Sie bilden anfangs einen Zellhaufen, der bald zu einer Röhre sich auszieht und ein Lumen enthält. Kleinenberg, der auch die Embryologie von Lumbriciden studiert hat, jedoch nicht direkte Beobachtungen über die Entwickelung der Segmentalorgane besitzt, neigt zu der Annahme, daß dieselben als Einstülpungen des Ektoderms entstehen. Die Untersuchungen Eisig's an den Capitelliden scheinen die Beobachtungen Kowalevsky's zu bestätigen. Hier „sind die Segmentalorgane ihrer ganzen Länge nach fest mit dem Peritoneum verwachsen und ihre inneren Mündungen erscheinen flottierend. So innig ist der Zusammenhang zwischen der die Leibeshöhle auskleidenden Peritonealmembran und den Segmentalorganen, daß in optischen oder wirklichen Durchschnitten diese Organe nur als Verdickungen jener Membran erscheinen". Es ist danach sehr wahrscheinlich, daß dieselben einfach als Wucherungen des Peritoneums entstanden sind. Die Arbeit Bucinsky's über die Entwickelung der Segmentalorgane stand mir leider nicht zur Verfügung, und so kann ich nur nach dem Referate Vejdovsky's darüber berichten.

Danach sollen dieselben aus zwei getrennten Anlagen ihren Ursprung nehmen, nämlich aus den in den Segmenthöhlen befindlichen Röhren und den Epiblasteinstülpungen. Diese beiden Teile verwachsen dann erst später miteinander. Schließlich hat auch Vejdovsky, und zwar sehr genau, die Entwickelung der Exkretionsorgane an Rhynchelmis und Tubifex studiert. Danach entstehen die einzelnen Segmentalorgane unabhängig von einander in jedem Segment, zu beiden Seiten des Bauchstranges: „das jüngste Stadium erscheint als eine vergrößerte Peritonealzelle, welche der hinteren Fläche des Dissepiments anliegt". Diese Zelle teilt sich

und bildet einen einzelligen, in die Segmenthöhle hineinragenden Zellstrang, der durch einen fadenförmigen Fortsatz an der Leibeswandung befestigt ist. Ferner bildet sich ein neuer Bestandteil, eine große, kugelige Zelle mit etwas größerem Kerne und mehr grobkörnigem Inhalte, die zwar dem postseptalen Strange angehört, aber der vorderen Dissepimentfläche aufsitzt. Diese große Zelle bildet später den Trichter.

„In den weiteren Stadien erstrecken sich die postseptalen Bestandteile mehr in die Länge, die Zellen werden hohl und sind mit spärlichen Peritonealzellen bedeckt. Die Verbindung mit der Außenwelt geschieht sodann durch Einstülpung des Ektoderms, — aber erst dann, wenn dieselben schon dichtgewundene Schläuche darstellen. Es beteiligen sich somit an der Bildung der Exkretionskanäle Mesoblast und Epiblast, aus ersterem entstehen die Segmentalgänge und Segmentaltrichter. Sie bilden sich aus der mesoblastischen Peritonealauskleidung der Dissepimente, aber nicht durch Ausstülpung der letzteren". Wir haben nun in kurzem folgende Ansichten über die Bildung der Segmentalorgane:

1) Die Segmentalorgane entstehen aus der unmittelbar unter dem Ektoderm liegenden Hautmuskelplatte (Hatschek — Criodrilus).

2) Die Segmentalorgane entstehen als Ausstülpung der hinteren Wand der Dissepimente (Kowalevsky — Lumbricus).

3) Die Segmentalorgane entstehen aus der Auskleidung der Peritonealhöhle (Eisig — Capitelliden).

4) Die Segmentalorgane entstehen als Einstülpungen des Ektoderms (Kleinenberg — Lumbricus).

5) Die Segmentalorgane entstehen aus verschiedenen Keimblättern, den mesoblastischen Kanälen und epiblastischen Einstülpungen (Vejdovsky, Bucinsky).

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich nur auf die Embryonen von Lumbriciden, aber ich glaube, die hier auftretenden Verhältnisse auch auf die übrigen Oligochaeten ausdehnen zu können, denn homologe Organe werden in einer und derselben Klasse auch aus denselben Anlagen entstanden sein. Die Homologie der Segmentalorgane bei den Anneliden ist noch nicht in Sicherheit gestellt, und besonders was die Exkretionskanäle der Hirudineen betrifft, deren histologischer Bau von dem der bis jetzt bekannten übrigen Anneliden abweicht, daß Balfour sagt: „Die Segmentalorgane der Hirudineen haben einen so eigentümlichen Bau, daß man nur mit gebührendem Vorbehalt ihre Homologie mit den Exkretionsorganen

der Chaetopoden annehmen kann. Jedoch hat VEJDOVSKY neuerdings eine ganz ähnliche Struktur bei Chaetogaster diaphanus nachgewiesen, und wenn auch zur Zeit rücksichtlich der Entwickelung mancherlei Fragen noch nicht gelöst sind, die für die Frage von der Homologie entscheidend sind, so müssen wir dieselbe doch im allgemeinen als bestehend annehmen.

Die Ausbildung der Segmente schreitet bei den Lumbriciden-Embryonen von vorn nach hinten fort, so daß man an einem Embryo die verschiedensten Stadien der Entwickelung zu gleicher Zeit hat. Die Differenzierung des Mesodermstreifens beginnt nun damit, daß von demselben sich Zellgruppen abgrenzen und zu den Ursegmenten werden, die anfangs solid sind. Bald darauf weichen die einzelnen Zellen auseinander, und es entsteht ein Hohlraum, der des zukünftigen Segmentes; die Zellen selbst bilden die Dissepimente. An der vorderen Seite eines jeden Septums bemerkt man in den jugendlichen Segmenten eine große, kugelige Zelle mit größerem Kern, die erste Anlage des Segmentalorganes. Diese Zelle scheint jedoch nicht von den Wänden des Dissepiments herzustammen, sondern eine bestimmte Zelle des Mesodermstreifens zu sein, denn in dem undifferenzierten Keimstreifen bemerkt man einige, durch die Größe des Kernes besonders hervortretende Zellen, die dasselbe Aussehen haben wie die, die erste Anlage des Segmentalorganes repräsentierende Zelle. Den direkten Zusammenhang konnte ich allerdings nicht ermitteln. Indem sich dann die Zelle vermehrt, wandert sie mehr in die Mitte des Segments, und es entsteht ein Haufen von Zellen, in dem sich bald ein intracelluläres Lumen ausbildet. Die Verbindung mit der Außenwelt kommt nicht durch Einstülpung des Epiblastes zustande, sondern die Segmentalorgane wachsen nach unten zu einem Rohre aus, das durch die Ektodermschichten hindurchtritt und direkt die Kommunikation mit der Umgebung vermittelt. Der Trichter des Segmentalorganes entsteht erst in verhältnismäßig später Zeit, und zwar, wenn in den Zellhaufen sich schon ein Kanal gebildet hat und dieser mit der Außenwelt verbunden ist.

Man sieht dann an der Vorderseite eines jeden Dissepiments eine größere, hervortretende Zelle, die sich selbst vermehrt und zu dem mit Flimmern besetzten Trichter wird.

Dieser ist auch bei Allolobophora, ebenso wie nach VEJDOVSKY's Untersuchungen bei den übrigen Oligochaeten, zweilippig, — an seiner Übergangsstelle in den Kanal findet sich eine Menge von

in Karmin sich stark färbenden Körperchen, deren Bedeutung unbekannt ist.

III. Die Homologie zwischen Segmentalorganen und Ausführgängen der Geschlechtsprodukte.

Wir kommen nun zu der vielfach schon erörterten Frage, ob die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochaeten als modifizierte Segmentalorgane anzusehen sind oder nicht.

Williams war der erste, der die Homologie zwischen den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte und den Segmentalorganen behauptete, und besonders Claparède vertrat diese Ansicht für die limicolen Oligochaeten. Nach ihm sollen ein oder mehrere Paare von Segmentalorganen zu Samenleitern, Ovidukten und Samentaschen sich umbilden, und seine Ansicht galt lange Zeit unangefochten. Schon der äußere Umstand, daß in den Segmenten, in denen die Genitalorgane ausgebildet sind, die Segmentalorgane fehlen, machte diese Annahme sehr wahrscheinlich. Dazu kommt noch, daß beide Organe in ihrer Lage und ihrem Bau sehr übereinstimmen. Vasa deferentia und Ovidukte öffnen sich durch Poren nach außen, die fast dieselbe Lage wie die der Segmentalorgane haben, — sie bestehen, wie diese, aus einem Kanal, der in dem vorhergehenden Segmente mit einem Flimmertrichter sich in die Leibeshöhle öffnet. Die Segmentalorgane haben die Aufgabe, die Kommunikation zwischen der Leibeshöhle und der Außenwelt zu vermitteln, Stoffe aus dem Leibesinneren durch die Flimmerbewegung auszuscheiden, und dieselbe Funktion haben bei den Limicolen auch die vasa deferentia und Ovidukte. Vermöge des größeren Lumens ihrer Kanäle und ihrer stärkeren Flimmerbewegung sollen sie zugleich als exkretorisches Organ für die Leibesflüssigkeit der betreffenden Segmente und die Produkte der Geschlechtsorgane dienen.

Dieser Ansicht schließt sich Lankester vollkommen an, ja er geht sogar noch weiter, er behauptet die Homologie auch für die terricolen Oligochaeten, und zwar mit Rücksicht auf die Übereinstimmung der vasa deferentia und Ovidukte in ihrem Bau bei beiden Klassen. Um aber nun zu erklären, daß bei den Terricolen in den Genitalsegmenten auch noch Segmentalorgane vorhanden

sind, stellt er die Hypothese auf, daß die typische Zahl für die Segmentalorgane der Oligochaeten vier sei; von diesen sind bei den Limicolen in den sechs ersten Segmenten alle vier, in den folgenden nur zwei nicht zur Ausbildung gekommen, während bei den Terricolen alle vier nur in dem ersten Segment fehlen und ein Paar nur in den Segmenten zur Ausbildung gekommen ist, in denen keine Genitalorgane vorhanden sind. Diese Hypothese stützt LANKESTER nur dadurch, daß er die Homologie der Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei Terricolen und Limicolen behauptet.

Gegen diese Ansicht verwahrt sich CLAPARÈDE in einer späteren Arbeit sehr entschieden, da er keinen Grund für deren Richtigkeit zu finden glaubt. „Es ist bisher kein Fall eines doppelten Paares unzweifelhafter Segmentalorgane in einem und demselben Segment bei den Anneliden bekannt geworden. Die Lage der äußeren Mündung kann in zweifelhaften Fällen zur Entscheidung, ob man mit der einen oder der anderen der beiden vermeintlichen Organreihen zu thun hat, durchaus nicht benutzt werden, denn ich finde diese Lage für die Mündung der Schleifenkanäle von Lumbricus terrestris höchst variabel. In der Regel trifft man dieselbe an jeder Seite des Segments weit nach außen von der äußeren Borstenreihe. Sehr häufig aber rückt sie dieser äußeren Borstenreihe näher, ja sogar über dieselbe hinaus bis an die nach innen folgende Reihe.

Meiner Ansicht nach kann man den Unterschied zwischen Limicolen und Terricolen in Bezug auf die Leitungsapparate für die Geschlechtsprodukte nur so auffassen, daß bei jenen besondere Leitungsapparate existieren, während der Mangel derselben bei diesen dadurch einen Ersatz findet, daß sich einzelne Segmentalorgane zur Aufnahme und Leitung der Geschlechtsprodukte nach außen eigentümlich umbilden."

Was die Zahl der Segmentalorgane in jedem Segment bei den Anneliden betrifft, so ist diese Behauptung CLAPARÈDE's in gewisser Beziehung durch EISIG's Untersuchungen hinfällig geworden. Derselbe fand bei den Capitelliden, daß deren Zahl in den einzelnen Segmenten eine ganz verschiedene ist. So finden sich z. B. bei Capitella capitata die ersten Segmentalorgane im 10., die letzten im 20.—30. Segment. Jedes dieser Segmente enthält aber mehrere Paare von Segmentalorganen, 2—3 Paare in den vorderen, 4—5 Paare in den mittleren und 5—6 Paare in den hintersten Segmenten. Es finden sich also „in gewissen

Segmenten bei gewissen Anneliden mehrere Paare von Segmentalorganen", doch ist damit die Behauptung LANKESTER's noch lange nicht in ihr Recht eingesetzt, denn die Zahl der Segmentalorgane ist bei diesen Polychaeten zu variabel, als daß dadurch seine Annahme gestützt würde.

CLAPARÈDE hatte für die limicolen Oligochaeten auch die Homologie zwischen den Samentaschen und Segmentalorganen behauptet, und zwar aus folgenden Gründen:

1) Die Ausführgänge der Samentaschen haben dieselbe Lage wie die Mündungen der Segmentalorgane, und

2) die Segmentalorgane fehlen in denjenigen Segmenten, in denen sich die Samentaschen befinden.

Diese Behauptung wurde von PERRIER in seinen Arbeiten über Plutellus und Organisation des Lombriciens terrestres widerlegt, und zwar folgendermaßen: Bei den terricolen Oligochaeten, für die die Homologie von CLAPARÈDE nicht zugegeben wird, findet man alle möglichen Beziehungen zwischen Samentaschen und Segmentalorganen. Fast immer sind beide Organe zu gleicher Zeit in demselben Segment vorhanden, aber bald haben ihre Mündungen verschiedene, bald dieselbe Lage; die Mündungen sind in ihrer Lage vollkommen unabhängig voneinander, wie es besonders bei Plutellus hervortritt. Für die terricolen hat also CLAPARÈDE vollkommen recht, wenn er bei ihnen die Homologie leugnet. Nun aber fehlen bei Pontodrilus, einer Art, die offenbar den terricolen Oligochaeten angehört, die Segmentalorgane, — genau wie bei den limicolen Naiden, in den Segmenten, wo sich die Samentaschen finden. Nun ist es aber nicht möglich, zuzugeben, daß bei zwei Spezies, die derselben Familie angehören, so in ihrem Bau übereinstimmende Organe morphologisch und genetisch verschieden sein sollen. Die Gründe CLAPARÈDE's können also nicht als Beweis für eine Homologie zwischen Samentaschen und Segmentalorganen bei Pontodrilus angeführt werden; wenn dieselben nun in diesem Falle keinen Beweis enthalten, so thun sie es ebensowenig für die Naiden, die limicolen Oligochaeten.

Schon in seiner Plutellus-Arbeit hatte PERRIER die Homologie zwischen Segmentalorganen und den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte in Zweifel gezogen; durch VEJDOVSKY's und seine eigenen späteren Untersuchungen wurde diese Theorie eigentlich schon unhaltbar gemacht.

Bei den geschlechtslosen Exemplaren von Anachaeta, Enchytraeus und Pachydrilus (limicolen Oligochaeten) ist es nach

Vejdovsky allerdings Thatsache, daß in der Genitalregion, dem 12. und 13. Segmente, die Segmentalorgane in derselben Gestalt und Lage wie in den übrigen Segmenten vorhanden sind, und nur die Verfolgung der allmählichen Entstehung der Samenleiter kann über die Homologie genügenden Aufschluß geben. Zur Untersuchung wählte Vejdovsky junge Exemplare von Anachaeta Eisenii und Enchytraeus Buchholtzii, bei denen die Geschlechtsorgane in der ersten Entwickelung begriffen waren. Als Resultat ergab sich, daß die Segmentalorgane des 12. Segmentes mit dem Auftreten der Geschlechtsreife degenerieren und daß die Stelle derselben von den Samenleitern eingenommen wird. Als die erste Anlage der Samenleiter entsteht eine solide Zellgruppe, die gleichzeitig mit der Entstehung der ersten Keimzellen in die Leibeshöhle des 11. Segments hineinragt. Sodann vermehren sich die Zellen hinter dem Dissepimente und bilden einen dünnen Strang, welcher zuletzt seine definitive, vielfach gewundene Gestalt annimmt und durch die innere Durchbohrung und Wimperauskleidung der Zellen einen Ausführgang für die Spermatozoen darstellt. Dadurch ist zur Genüge bewiesen, daß die Segmentalorgane der Enchytraeiden mit den Samenleitern nichts zu thun haben. Als nächstverwandte Limicolen der Enchytraeiden dürfte man die Naiden ansehen. Über die Entstehung der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführgänge stimmen die Beobachtungen Semper's und Vejdovsky's vollständig überein. Die ersten Anlagen der Ausführungsgänge bei den Naiden erscheinen als solide Zellmassen, die sich als künftige Samentaschen und Samentrichter kundgeben. Erst später setzen sich die Genitalgänge — nach Vejdovsky's Beobachtung nur die Samentrichter — mit dem Leibeschlauch in Verbindung und beginnen sich auch schon auszuhöhlen. Ob nun die ersten Anlagen der Samentrichter zu den Segmentalorganen in irgend einer Beziehung stehen, darüber fehlen die Angaben, doch ist es wahrscheinlich, daß sie ebenso wie bei den Enchytraeiden entstehen, die Segmentalorgane degenerieren, und ihre Stelle wird von neuen Zellmassen, den künftigen Samentrichtern, eingenommen. Zu demselben Resultate über die Homologie ist auch Perrier in seinen Untersuchungen an Pontodrilus gekommen, einem Genus, das mitten zwischen den limicolen und terricolen Oligochaeten steht, — auch er schließt sich ganz den Ansichten Vejdovsky's an.

Wenn schon durch die Beobachtungen Vejdovsky's an den Enchytraeiden die Theorie Claparède's einen bedenklichen Stoß erlitten hatte, so geschieht dies in noch höherem Maße durch das

Verhältnis zwischen den Segmentalorganen und Ausführgängen der Geschlechtsprodukte bei den terricolen Oligochaeten. Schon Claparède hatte geleugnet, daß bei letzteren die beiden Organe einander homolog seien, und dies mußte seiner Theorie schon schaden.

Die Homologie zwischen Segmentalorganen bei den Terricolen und Limicolen, ebenso wie die Homologie zwischen den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte bei beiden Unterordnungen, wird wohl nicht angezweifelt werden. Es ist daher sehr gewagt, zu behaupten, daß bei zwei so verwandten Arten homologe Organe sich verschieden entwickelt haben sollen, daß bei der einen Art, den Limicolen, die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte den Segmentalorganen homolog seien, durch Umwandlung derselben entstanden sein sollen, während sie bei den ihnen nächstverwandten Terricolen vollständig unabhängig von den Segmentalorganen durch Neubildung entstanden sind. Letzteres wird durch die Entwickelungsgeschichte der beiden in Frage stehenden Organe bewiesen. Wie wir gesehen haben, entstehen bei den Terricolen die Segmentalorgane aus Zellgruppen des Mesoderms, und zwar aus getrennten Anlagen, indem Organ und Trichter selbständig sich entwickeln und nachher zusammentreten. Vollständig unabhängig hiervon entwickeln sich die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte, wenn auch in ähnlicher Art und aus demselben Keimblatte, aber eine ähnliche Entwickelung giebt uns noch kein Recht, diese Organe für homolog zu erklären. Der entscheidende Punkt liegt, wie ich glaube, in dem Verhalten bei den Limicolen, hier entwickeln sich zuerst die Segmentalorgane, und wenn der Reifezustand beginnt, degenerieren sie und machen den Geschlechtsorganen Platz.

Fassen wir nun zum Schluß das Für und Wider der Claparède'schen Hypothese zusammen, so haben wir folgendes:

Die Geschlechtsausführgänge der Oligochaeten sind umgewandelte Segmentalorgane, denn sie haben dieselbe Struktur, dieselbe Lage, und bei den limicolen Oligochaeten fungieren in den Genitalsegmenten keine Segmentalorgane; bei den terricolen sind allerdings welche vorhanden, man muß daher annehmen, die Zahl der Segmentalorgane sei in jedem Segment zwei Paar gewesen, von denen sich je nachdem nur das eine oder alle beiden Paare entwickelt hätten.

Gegen diese Hypothese sprechen folgende Gründe:

1) Wir sind durch kein Verhalten irgend eines Oligochaeten

berechtigt, die Vierzahl der Segmentalorgane als typisch anzunehmen.

2) Wenn bei den limicolen Oligochaeten im Alter auch keine Segmentalorgane in den Genitalsegmenten vorhanden sind, so lehrt doch die Entwickelungsgeschichte, daß sie in der Jugend sich finden.

3) Die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte entstehen erst in bedeutend späterer Zeit als die Segmentalorgane, die die ersten Organe sind, welche sich im Embryo entwickeln.

Die Ansicht Bergh's, daß die Segmentalorgane Gebilde sind, die von Anfang an zur Entleerung der Geschlechtsprodukte in Beziehung standen, und erst nach und nach sich zugleich zu exkretorischer Funktion ausbildeten, wird, wie ich glaube, durch den zuletzt angeführten Grund beseitigt.

Es sind also vasa deferentia und Ovidukte selbständig entstehende Organe, die zu den Segmentalorganen in durchaus keiner genetischen Beziehung stehen. Beide Organe haben ihre selbständige Entwickelung, da sie jedoch beide ähnliche Funktion haben, Stoffe aus dem Leibesinneren herauszuschaffen, so können sie sich gegenseitig vertreten: vasa deferentia können als Leitungswege für die Exkrete dienen, und Segmentalorgane können die im Inneren der Leibeshöhle gebildeten Geschlechtsprodukte nach außen schaffen.

Jena, im April 1887.

Litteraturverzeichnis.

1) Balfour: Treatise of comparative embryology. Vol II.
2) P. J. van Beneden: Appareil circulatoire des Trematodes. Ann. d. sciences nat. III. Série, Tome XVII, 1852.
3) Bergh: Thatsachen aus der Entwickelungsgesch. der Blutegel.
4) — Metamorphose von Nephelis.
5) — Metamorphose von Aulastoma gulo. Würzburger zool. Arbeiten. Bd. VII, 1885.
6) — Die Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 44, 1. u. 2. Heft, 1886.
7) — Exkretionsorgane d. Würmer. Kosmos, Zeitschr. f. Entwickelungsgesch. 1885, II.
8) Bloomfield: On the Development of the spermatozoa, Part I, Lumbricus. Quart. Journ. of Microscop. science. Vol. XX, N. S.
9) Budge: Über die Geschlechtsorgane von Tubifex rivulorum. Archiv f. Naturgesch. 16. Jahrg. I. Bd., 1850.
10) Bütschli: Entwickelungsgesch. Beiträge. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIX, 1877.
11) Caldwell: Structure, Development, and Affinities of Phoronis. Prel. Note. Proc. of the Royal Soc. 1882.
12) Claparède: Etudes anatomiques sur les Annélides, Turbellariés etc. Mém. de la Société de Phys. et d'Hist. nat. de Genève. Tome XVI, I^ière part., 1861.
13) — Recherches anatomiques sur les Oligochètes, ibid. Tome XVI, IIe partie, 1862.
14) — Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XIX, 1869.
15) — und Mecznikow: Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Chaetopoden. Zeitschr. f. w. Zool. XIX, 1869.
16) Cuvier: Le règne animal. Tome III, 1830.
17) R. von Drasche: Beiträge zur Entwickelungsgesch. d. Polychaeten. Wien 1884.
18) Léon Dufour: Notice sur les cocons ou les oeufs du Lumbricus terrestris. Ann. d. sc. nat. V, 1825.
19) Dugès: Annélides abranches sétigères. Ann. d. sc. nat. II Série, Tome VII, 1837.

20) Eisen: Om Scandinaviens Lumbricider. Öfvers. af kgl. Vet. Akad. Vörhandl. 1873.
21) Eisig: Segmentalorgane der Capitelliden. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel. I, 1879.
22) Fol: Sur le développement des gastéropodes pulmonés. Archives de zool. exper. VIII 1879/80.
23) Fraisse: Über Spermatophoren bei Regenwürmern.
24) Gegenbaur: Entwickelung der Landgastropoden. Zeitsch. f. w. Zool. 1851.
25) — Die sogenannten Respirationsorgane von Lumbricus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. IV, 1853.
26) Goette: Entwickelungsgesch. d. Würmer. Leipzig 1882.
27) Grube: Die Familie der Anneliden. Arch. f. Naturgesch. 16. Jahrg. 1 Bd. 1850.
28) — Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. Arch. f. Naturgesch. 21. Jahrg. 1 Bd. 1855.
29) Fraipont: Le rein céphalique du Polygordius. Archives de Biologie. Tome V, 1884.
30) Hatschek: Beiträge zur Entwickelungsgesch. und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LXXIV, 1876.
31) — Embryonalentwickelung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. w. Z. Bd. XXIX, 1877.
32) — Entwickelungsgesch. der Anneliden. Wien 1878.
33) — Protodrilus Leuckartü. Wien 1880.
34) — Entwickelung der Trochophora von Eupomatus uncinatus Philippi. Wien 1885.
35) — Entwickelung des Kopfes von Polygordius. Wien 1885.
36) Hering: Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VIII, 1856.
37) Hoffmeister: De vermibus quibusdam, ad genus Lumbricorum pertinentibus. Diss. inaug. Berol. 1842.
38) — Übersicht über alle bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. 1845.
39) E. Home: Lumbrici in copulation. Home Lect. on comp. anat. Vol IV, 1823.
40) R. Horst: Aanteekeningen op de Anatomie van Lumbricus terrestris. Tijdskr. Nederl. Dierk. Vereen. Deel III, Afl. I, 1876.
41) Kleinenberg: Sullo Sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878.
42) Kowalevsky: Entwickelungsgeschichte des Lumbricus. Mém. de l'Acad. imp. d. sciences de St. Pétersbourg. VII. Sér. Tome XVI, 1871.
43) Ray-Lankester: The anatomy of the Earth-worm. Quart. Journ. of micr. science. 1864 u. 65.
44) — The sexual form of Chaetogaster Limnaei. ibid. Vol. IX, 1869.
45) — Remarks on Opalina etc. ibid. Vol. X, N. S., 1870.

46) Ray-Lankester: On the structure and origin of the Spermatophors or sperm-ropes of two species of Tubifex. ibid. Vol. XI. 1871.
47) Léo: Über die Fortpflanzung des Regenwurms. Isis 1820.
48) — De structura Lumbrici terrestris. 1822.
49) Leuckart: Menschliche Parasiten.
50) Meckel: Über die Zeugung der Regenwürmer. Arch f. Physiolgie. Bd. I, 1815.
51) — Über den Geschlechtsapparat einiger hermaphroditischer Tiere. Müller's Arch., 1844.
52) Meissner: Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Z. f. w. Z. Bd. VI., 1855.
53) Montègre: Observations sur le Lombric. Mém. du Muséum d'hist. nat. T. I, 1815.
54) Morren: Descriptio structurae anatomicae et expositio historiae naturalis Lumbrici vulgaris. 1826.
55) — De Lumbrici terrestris historia nat. nec non anatome tractatus. Bruxelles 1822.
56) Neuland: Die Geschlechtsorgane des Regenwurms. Verh. des Naturhist. Vereins der Rheinlande etc. 1886.
57) Örley: Revisio et distributio specierum terricolarum regionis palaearcticae. Budapesth 1885.
58) Perrier: Études sur un genre nouveau de Lombriciens (Plutellus). Arch. d. Zool. exp. II, 1873.
59) — Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. ibid. III, 1874.
60) — Études sur l'organisation des Lombriciens. ibid. IX. 1881.
61) Rabl: Entwickelung der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. IX.
62) Rathke: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862.
63) Ratzel: Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochaeten. Z. f. w. Z. XVIII, 1868.
64) — u. Warschafsky: Zur Entwickelungsgesch. des Regenwurms, L. agricola. ibid. XVIII, 1868.
65) Redi: De animalibus vivis, qui in corpore anim. viv. reperiuntur. 1708.
66) D. Rosa: I Lumbrici del Piemonte.
67) Swammerdam: Biblia naturae. 1738.
68) Semper: Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. III, 1876—77.
69) — Beiträge zur Biologie der Oligochaeten. ibid.
70) v. Siebold: Lehrbuch d. vergl. Anatomie. 1848.
71) Spengel: Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen: Entwickelungsgeschichte etc. v. Bonellia. Mitteil. a. d. zool. Station z. Neapel. I, 1879.

72) Steenstrup: Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur, übers. von Hornschuch. Greifswald 1846.
73) v. Stein: Über die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden etc. Müller's Archiv, 1842.
74) Treviranus: Über die Zeugung des Erdregenwurms. Zeitschr. f. Phys. I. Bd., 2. Heft, 1835.
75) D'Udekem: Développement du Lombric terrestre. Mém. couronnés et mém. d. sav. étrangers publiées p. l'Acad. royale d. sc., d. lettres et des beaux-arts de Belgique. Bruxelles 1856. Tome XXVII.
76) F. Vejdovsky: Über Psammoryctes umbellifer. Z. f. w. Z. Bd. XXVII, 1876.
77) — Anatomische Studien an Rhynchelmis limosella. ibid.
78) — Über Phreatothrix, eine neue Gattung d. Limicolen. ibid.
79) — Beiträge z. vergl. Morphol. d. Annel. I. Enchytraeiden. Prag 1879.
80) — Entwickelung v. Sternaspis. Wien 1880.
81) — System der Oligochaeten. Prag 1885.
82) Vogt und Jung: Lehrbuch d. vergleichenden Anatomie.
83) Williams: Report on the British Annelids. Transactions of the British Association, 1852.
84) — Researches on the structure and homology of the reproductive organs of the Annelids. Transactions of the Royal Society. 1858, Part I.
85) Thomas Willis: De anima brutorum liber. Opera omnia. 1680 Genevae.

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel XX.)

Buchstabenbezeichnung:

bl = Blutgefäß.
ds = Dissepiment.
exk = Exkretionskanal.
hug = Hinterer Urnierengang.
exz = Exkretionszelle.
ks = Keimstreifen.
m = Mesoderm.
mz = Mesodermzelle.
ms = Muskelstreifen.
oes = Oesophagus.
og = Oberes Ganglion.
ov = Ovarium.
ovd = Ovidukt.
rs = Receptaculum seminis.
sb = Samenblase.
sgo = Segmentalorgan.
sr = Schlundring.
t = Trichteranlage.
um = Urnierenmündung.
us = Ursegment.
vug = Vorderer Urnierengang.

Fig. 1. Geschlechtsorgane von Lumbricus agricola. Die hinterste linke Samenblase ist weggenommen, man sieht den Trichter, an der rechten hintersten Samenblase sieht man, daß dieselbe nicht einfach eine Ausstülpung der medianen Samenkapsel ist. Die Receptacula seminis sind von den Samenblasen bedeckt.

Fig. 2. Geschlechtsorgane von Allolobophora subrubicunda. Die Samenblasen (*sb*) sind von den ausgestülpten Dissepimenten umhüllt. Die Receptacula liegen in der dorsalen Medianlinie.

Fig. 3. Querschnitt durch eine junge Allolobophora. Man sieht die Entstehung der Samenblase als Wucherung des ausgestülpten Dissepiments *ds*.

Fig. 4. Querschnitt durch eine junge Samenblase von L. terrestris.

Fig. 5. Embryo von Allolobophora.

Fig. 6. Älteres Stadium desselben. Man sieht die Einstülpung des Oesophagus. Von der Mündung der Urniere (*um*) gehen zwei Urnierenkanäle aus, ein vorderer (*vug*) und ein hinterer (*hug*), die sich in den dunklen Entodermzellen verlieren.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Kopfregion eines Embryo von Allolobophora, in dem schon die ersten Segmentalorgane fungieren. Die Urniere ist der Länge nach durchschnitten, man sieht deutlich den Kern der vorderen, von Kanälen durchbohrten Exkretionszelle. Die Urniere ist durch Muskelstreifen (*ms*) an der Leibeswand befestigt.

Fig. 8 u. 9. Bildung der Segmente und Segmentalorgane. *t* Anlage des Segmentaltrichters. In den älteren Stadien der Segmentalorgane bildet sich schon ein Lumen.

Die Opheliaceen der Expedition der „Vettore Pisani".

Von

Willy Kükenthal.

Hierzu Tafel XXI.

Bereits in meiner Abhandlung über das Nervensystem der Opheliaceen[1]) hatte ich eine systematische Übersicht über diese Familie gegeben und folgende Einteilung angenommen:

I. Opheliaceen ohne Bauchrinne.
Travisia Johnst.

II. Bauchrinne in der hinteren Körperhälfte.
Ophelia Sav.

III. Bauchrinne, sich durch den ganzen Körper erstreckend.
A) Ohne Seitenaugen.
Ammotrypane R.
B) Mit Seitenaugen.
1. Mit Cirren.
Armandia Fil.
2. Ohne Cirren.
Polyophthalmus Qtf.

Bei dieser Gruppierung wurde auf die von Kinberg[2]) aufgestellten Gattungen und Arten keine Rücksicht genommen, da diese nicht als ausreichend begründet angesehen werden müssen.

---

1) Über das Nervensystem der Opheliaceen von Dr. Willy Kükenthal. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft Bd. XX 1886.

2) Annulata nova recensuit J. G. H. Kinberg. Öfversigt of kongl. Svenska Vetenskabs-Akademiens Förhandlingar 22. Bd. 1865, p. 255—258.

Das Material, welches mir von der zoologischen Ausbeute der Weltreise der italienischen Korvette „Vettore Pisani" gütigst zur Verfügung gestellt wurde, und sechs neue Arten von Opheliaceen enthält, läßt sich in das von mir angenommene System bequem einreihen. Diese sechs Arten verteilen sich in die Gattungen Travisia (1), Ammotrypane (1), Armandia (2) und Polyophthalmus (2).

Die allgemeinen Gesichtspunkte zur Bestimmung von Opheliaceen sind außer den von mir bereits angeführten Gattungsmerkmalen folgende.

Zunächst sind die Zahlenverhältnisse fast durchweg konstant. Dies betrifft vornehmlich die Anzahl der Segmente; an Hunderten von Exemplaren einzelner Spezies vermochte ich niemals eine Abweichung zu konstatieren. Ebenso konstant scheint die Zahl und das Vorkommen der Cirren zu sein, nur glaube ich hierbei bemerken zu müssen, daß die Cirren sehr leicht abbrechen. Es scheint daher auch geboten, die Angaben einiger Autoren über diesen Punkt mit Vorsicht aufzunehmen, da diese mitunter nur ein höchst kümmerliches, stark verletztes Exemplar zur Aufstellung einer neuen Art benutzt haben [1]). Ferner bleibt die Anzahl der Analpapillen, falls solche vorhanden sind, innerhalb der einzelnen Spezies die gleiche. Über die Konstanz in der Anzahl der Seitenaugen sind die Meinungen geteilt. Grube [2]) macht bei der Beschreibung von Polyophthalmus australis die Bemerkung, daß die Anzahl und Lage der Seitenaugen nicht ganz konstant sei. Hier möchte ich zu bedenken geben, daß eine Verletzung und Zerstörung einzelner Seitenaugen beim Fang wie bei der Konservierung und Untersuchung leicht möglich ist; an meinem durchweg gut konservierten Materiale habe ich niemals Abweichungen in der Zahl und Lage der Seitenaugen bemerken können. Anders verhält es sich mit der Zahl der Pigmentflecken, die bei einigen Opheliaceen, so Polyophthalmus vorkommen; hier schwankt die Anzahl derselben innerhalb enger Grenzen derart, daß die kleineren Exemplare weniger Pigmentflecke besitzen als die vollkommen ausgewachsenen.

Ein zweiter Gesichtspunkt bei Bestimmung von Opheliaceen liegt in der Art der Ringelung des Körpers. Entweder sind alle

---

1) Siehe M'Intosh: On the Annelida obtained during the cruise of H. M. S. „Valourus". Transactions Linnean Soc. London 1877.

2) Grube: Annulata Semperiana 1878.

Segmente gleichmäßig geringelt oder die Anzahl der Ringel eines jeden Segmentes reduziert sich nach hinten zu. Die Anzahl der Ringel in den einzelnen Segmenten ist in den verschiedenen Gattungen verschieden.

Ein weiteres Merkmal giebt die Form der Parapodien. Bei den Opheliaceen sind alle Übergänge von einrudrigen zu zweirudrigen Parapodien vorhanden. Die Wichtigkeit der genauen Untersuchung der Parapodien leuchtet ein, wenn wir uns auf ALBERT's [1]) Standpunkt stellen, welcher gezeigt hat, daß bei den Syllideen die Zweiteilung der Parapodien ein sekundärer Zustand gegenüber der Einheit derselben ist, und daß der ventrale Ast der Parapodien der ursprünglichere ist. Das Vorkommen von dorsalen oder ventralen Cirren oder beiden zusammen ist gleichfalls für die einzelnen Spezies charakteristisch. Die Angaben über den Mangel von Flimmerorganen am Kopfe, wie sie zum Beispiel FILIPPI [2]) bei seiner Armandia gemacht hat, sind durch den Mangel der Anfertigung von Schnittserien bedingt; es läßt sich ganz allgemein der Satz aussprechen, daß sämtlichen Opheliaceen ein paar Flimmerorgane zu beiden Seiten des Kopfes zukommen.

Die Form der dem Kopfe aufsitzenden Sinnesspitze ist nach den einzelnen Spezies sehr verschieden und kann als charakteristisches Merkmal betrachtet werden. Ebenso ist die Bildung des Afterstückes eine durchaus verschiedene. Das Afterstück ist nach meinen Untersuchungen aufzufassen als eine Umformung der letzten Körpersegmente. Die Anzahl der Segmente, welche diese Veränderung eingehen, ist bei den verschiedenen Spezies verschieden; aber auch der Grad der Umformung ist ein durchaus verschiedener. Die Segmente können in dem Afterstück noch deutlich erkennbar sein, die Ringelung ist gut erkennbar, das Afterstück bildet noch ein geschlossenes Rohr. Von diesem Stadium finden sich alle Übergänge zur Bildung eines blattartigen Anhangs gebildet, nur aus dem Integument bestehend, welches an der ventralen Seite offen ist. Auch hier lassen sich in kleinen in regelmäßigen Abständen stehenden Papillen, den Überresten der Parapodien, sowie in der Ringelung, die letzten Spuren vorfinden, daß dieses Anhangsgebilde aus degenerierten Körpersegmenten entstanden ist.

---

1) Über die Fortpflanzung von Haplosyllis spongicola Gr. von FR. ALBERT. Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel 7. Bd. I. Heft.

2) Armandia, nuovo genere di Annelidi nel Mediteraneo. Arch. per la Zool. l'Anatomia e Fisolog. Genova 1861. fasc II. vol I p. 215.

Wir gehen nun über zu der Beschreibung der einzelnen Arten.

Travisia chiloensis n. sp. (Fig. 1.)

Diese Form stammt von Chiloe, Porto Lagunao, Chonos und zeigt die meiste Übereinstimmung mit der von Grube[1]) beschriebenen Travisia chinensis. Es finden sich indessen Abweichungen in ganz wesentlichen Punkten, so daß die Aufstellung einer neuen Art unumgänglich nötig erscheint. Übereinstimmend mit Travisia chinensis besitzt unsere Form eine spindelförmige Gestalt, eine Aufeinanderfolge von dreiringeligen, zweiringeligen und ungeringelten Segmenten, zwischen dorsalem und ventralem Borstenbündel jedesmal eine Öffnung, ferner Öffnungen unter den Borstenbündeln. Abweichend sind die Zahlenverhältnisse in allen diesen einzelnen Punkten, ferner finden sich weder einzelne „ungemein verlängerte“ Cirren, noch existiert ein gegabelter Cirrus wie bei Travisia chinensis. Dann ist auch die höchst eigentümliche Kranzform der hinteren Segmente bei der Grube'schen Art nicht anzugeben. Diese Gründe führen mich zur Aufstellung einer eigenen Art, der Travisia chiloensis.

Die Größe des einzigen Exemplares, welches die Expedition mitgebracht hat, beträgt 4,4 mm. Der Wurm ist rundlich, spindelförmig, im vorderen Teile stark angeschwollen. Seine Dicke beträgt im zehnten Segmente 0,9 cm. An Segmenten zähle ich 27, außer Kopf- und Afterstück. Das Kopfstück wie das erste und zweite Segment sind ungeteilt. Am dritten bis elften Segment inklusive erscheint eine Ringelung durch zwei Furchen, von denen die vordere stärker ausgeprägt ist, als die hintere. Diese Dreiteilung der Segmente ist auf der Rückenseite deutlicher zu sehen als auf der Bauchseite. Vom dreizehnten bis siebzehnten Segmente inklusive ist die hintere Furche verschwunden, es ist nur noch Zweiteilung der Segmente vorhanden, während die darauf folgenden Segmente bis zum letzten ungefurcht sind.

Mit Ausnahme der letzten drei Segmente treten in allen übrigen zwei Borstenbündelpaare, ein dorsales und ein ventrales, direkt aus der Haut heraus, in den vorderen Segmenten in der hinteren Ringelfurche liegend, in den darauf folgenden mehr und

1) Grube: Die Familie der Opheliaceen p. 62 im Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur 1868.

mehr nach der Grenze des nächstfolgenden Segmentes zu rückend. Die Borstenbündel treten überall aus Löchern heraus und ihre Borsten nehmen nach hinten zu an Größe etwas ab.

Diese Löcher erscheinen bis zum 24. Segmente; zwischen ihnen liegt eine mittlere größere Grube, welche nur dem letzten Segmente fehlt. Das 7. bis 14. Segment inklusive besitzt noch eine kleine Grube, die jederseits in der Nähe der ventralen Borsten nach der Bauchseite zu liegt.

Das 2. bis 21. Segment besitzen dicht unterhalb der dorsalen Borstenbündel kurze, dicke, geringelte Cirren.

Vom 17. Segment an beginnen jederseits erst kleine, in den nächstfolgenden Segmenten größer werdende Höcker aufzutreten, und zwar je ein dorsaler und ein ventraler, also vier in jedem Segmente. Wir können dieselben als Parapodien ansprechen. Vom 20. Segmente an treten zu diesen vier Höckern vier neue hinzu, welche seitlich davon liegen. Die acht Höcker eines jeden Segmentes liegen kranzförmig um dasselbe herum (Fig. 2).

Das Kopfstück trägt vorn einen als Sinnesspitze zu deutenden kolbigen Fortsatz, das Afterstück ist aus einer Anzahl breiterer und schmälerer, miteinander alternierender Blätter zusammengesetzt, die im Zentrum eine Öffnung, die Afteröffnung, freilassen (Fig. 3).

Die Körperoberfläche ist mit einem deutlich ausgeprägten ziemlich groben Maschenwerk von hellerer Substanz durchzogen, die anscheinend homogene graue Felder einschließt.

Ammotrypane Langii n. sp. (Fig. 4).

Vorliegende Spezies wurde auf den Philippinen in einer Tiefe von 20 Meter gefunden. Was sie sogleich von allen andern Ammotrypanen unterscheidet, ist die Länge und Stärke der Cirren besonders in den hinteren Segmenten, die Achtringelung eines jeden Segmentes und der eigentümliche Bau des Afterstückes.

Die Länge beträgt bei dem größten Exemplar 2,3 cm, die Dicke 0,13 cm, es ist also eine ziemlich schlanke Form. Wir zählen außer Kopf und Afterstück 50 Körpersegmente. Das Kopfsegment, welches deutlich sichtbare Flimmergruben trägt, läuft in eine winzige Sinnesspitze aus, die Körpersegmente sind voneinander durch eine äußerst zarte Furche abgegrenzt; solcher Furchen finden sich auch noch in jedem Segmente sieben, wovon drei da-

zwischen liegende etwas markierter sind. Besonders auf der dorsalen Seite sind die Furchen deutlich sichtbar. Ein jedes Segment wird also in acht Ringel zerlegt, die gleichmäßig breit sind. Eine Abgrenzung der einzelnen Segmente wird durch die gleichmäßige Ringelung des gesamten Körpers sehr erschwert. An den 50 Körpersegmenten sitzen 50 Paar Parapodien, rundliche Stummel, die bereits den Beginn einer Zweiteilung in einen dorsalen und einen ventralen Ast zeigen.

Auf Querschnitten durch den Körper sieht man, daß die Abschnürung, welche sowohl die mittlere Bauchrinne wie die beiden seitlichen Rinnen hervorbringen, eine außerordentlich starke ist. Der Wurmkörper zerfällt dadurch der Länge nach in drei Teile: einen mittleren größeren und zwei seitliche ventral liegende kleinere. Die beiden letzteren sind von ersterem durch eine Schicht von Muskelbündeln abgegrenzt, die auf Querschnitten eine ziemlich langgestreckte Brücke bilden. Ein jeder der kleineren Abschnitte ist außerdem noch einmal durch eine Platte von Muskelbündeln verschlossen. Die erstere Schicht von Muskelbündeln geht von einer seitlichen Rinne zur andern, die beiden seitlichen Muskelplatten von der Bauchrinne zu den beiden seitlichen Rinnen. Auf die weiteren anatomischen Verhältnisse werde ich in meiner Monographie zurückkommen.

An den Parapodien befinden sich, mit Ausnahme der drei ersten Paare, lange spitzzulaufende Cirren von ziemlicher Dicke. Besonders im hinteren Teile des Körpers liegen sie dichtgedrängt nebeneinander.

Das Afterstück (siehe Fig. 5) besteht wie bei allen Ammotrypanen aus zwei sich ventral öffnenden Blatthälften; es ist fast durchsichtig und mit einer Reihe von zarten Ringen versehen, welche denselben Abstand wie die Ringe des Körpers haben. Da es über 20 solcher Ringe sind, so läßt sich vermuten, daß das Afterstück aus drei Segmenten entstanden ist, womit auch seine Länge übereinstimmt.

Armandia Weissenbornii n. sp. (Fig. 6).

Diese aus Perim stammende Armandia ist als eine Übergangsform zu den Ammotrypanen aufzufassen; ihr äußerer Habitus ist ein derartiger, daß ich sie unbedingt in letztere Gattung eingereiht haben würde, wenn sich nicht Seitenaugen vorfänden.

Die Länge des größten Exemplars beträgt 4 cm. Außer Kopf- und Afterstück finden sich 32 Rumpfsegmente. Das Kopfstück zieht sich spitz aus, an der Spitze erhebt sich ein winziges, kolbig angeschwollenes Organ, wahrscheinlich Sinnesorgan. Die Wimperorgane zu beiden Seiten sind deutlich sichtbar.

Die Rumpfsegmente sind geringelt; doch fällt die Ringelung nicht gleichmäßig aus, gewöhnlich sind es drei tiefere Furchen, welche, nochmals durch vier seichtere geteilt, das Segment achtringelig erscheinen lassen. Jedes Segment vom ersten bis zum letzten besitzt sein Paar Parapodien, die folgende Eigentümlichkeiten zeigen. Auf dem flach scheibenförmigen Parapodium erheben sich zwei Cirren, ein Bauch- und ein Rückencirrus, mit Ausnahme des ersten Segmentes, welches nur einen Bauchcirrus besitzt. Die Rückencirren sind ziemlich von gleicher Länge, die Bauchcirren hingegen sind nur in den ersten Segmenten größer, werden dann verschwindend klein und treten erst in den hinteren Segmenten wieder auf. Zwischen diesen beiden Cirren, welche feingeringelt sind und spitz auslaufen, treten die Borstenbündel heraus. Das dorsale Borstenbündel besitzt eine viel bedeutendere Größe der einzelnen Borsten als das ventrale (Fig. 7).

Im neunten Segment tritt unweit der Grenze zum zehnten das erste Seitenaugenpaar auf. — Ich werde hier wie bei der Besprechung von Polyophthalmus den einmal eingebürgerten Ausdruck Seitenaugen beibehalten, es ferneren Untersuchungen überlassend, ob diese Organe eine derartige Funktion besitzen. — Bis zum 16. Segmente zeichnen sich diese Seitenaugen durch ihre Größe wie länglich ovale Flächenansicht aus, die darauf folgenden Seitenaugen bis zum 21. Segmente sind dagegen klein und unscheinbar, mitunter sogar undeutlich und fast verschwunden. Wir haben also acht größere und fünf kleinere Seitenaugen zu konstatieren.

Das Afterstück ist, wie bei sämtlichen Armandien, ein Cylinder, also noch nicht so weit degeneriert wie bei den Ammotrypanen. Es setzt sich zusammen aus etwa 30 Ringen und erreicht die Länge der letzten vier Segmente. Diese Proportion, welche zwischen der Anzahl der Ringe und der Größe des Afterstückes im Vergleich zu den Segmenten besteht, erscheint mir als neuer Grund für meine Anschauung, daß das Afterstück aus einer gewissen Anzahl von Körpersegmenten hervorgegangen ist. In diesem Falle würde also das Afterstück aus vier miteinander verschmol-

zenen Segmenten entstanden sein. Umgeben ist die Afteröffnung von einigen sehr kleinen Papillen.

Armandia exigua n. sp. (Fig. 8).

Wohl nirgends tritt die Ahnlichkeit zwischen Armandien und Ammotrypanen so stark hervor wie bei dieser kleinen aus China stammenden Form. Die Armandien lassen sich im großen und ganzen als Ammotrypanen mit Seitenaugen auffassen; die Borstenbündel der Armandien sind bedeutend stärker entwickelt und das Afterstück ist bei ihnen zylindrisch, während es bei den Ammotrypanen nicht mehr zur Bildung eines Cylinders kommt und nur ein blattförmiges nach der ventralen Seite zu offenes Afterstück vorhanden ist. Unsere Armandia ist nun ein vollkommenes Zwischenglied zwischen beiden Gattungen, mehr noch als die vorhergehende Art: Armandia Weissenbornii. Seitenaugen sind äußerlich nicht sichtbar und man könnte deshalb bei oberflächlicher Untersuchung diese Spezies zum Genus Ammotrypane stellen. Erst auf Schnitten zeigt sich das Vorhandensein von Seitenaugen vom neunten Segmente an, diese Seitenaugen liegen unter der Cuticula verborgen und sind rudimentär zu nennen. Glaskörper und Linsen sind verschwunden und nur ein Pigmentbecher hat sich noch erhalten. Die Größe und Anzahl der Borsten ist kleiner als sonst bei den Armandien, immerhin noch größer als bei den Ammotrypanen. Das Afterstück ist zwar cylindrisch, es zeigt sich aber bereits eine Einkerbung auf der ventralen Seite, die als Fortsetzung der Bauchrinne anzusehen ist, und welche, wenn sie tiefer ginge, schließlich zur Bildung eines Afterstückes wie bei den Ammotrypanen führen würde.

Diese Spezies stammt aus Leeo-tu, China, wo sie in einer Tiefe von 15 Meter gefunden wurde. Ihre Länge beträgt bei dem größten meiner Exemplare 1,3 cm.

Außer Kopf- und Afterstück sind 38 Segmente vorhanden. Eine zarte Furche setzt das Kopfstück vom ersten Segmente ab, eine fein ausgezogene, hornförmig gebogene Sinnesspitze sitzt dem Kopfstück auf. Die Flimmerorgane sind von außen nicht zu bemerken, auf Schnitten läßt sich indessen ihr Vorhandensein nachweisen. Es zeigt sich also auch hier, daß überall, wo ein Fehlen der Flimmerorgane bei Opheliaceen konstatiert worden ist, keine Schnitte durch die betreffende Körperregion gelegt worden sind

und daß das Vorhandensein der Flimmerorgane bei Opheliaceen ein konstantes Merkmal ist.

Die Körpersegmente tragen sämtlich Borstenbündel, ein dorsales und ein ventrales, welche zwischen zwei kurzen kolbigen Höckern herauskommen. Nur auf dem dorsalen Höcker sitzt ein Cirrus. Solche Cirren finden sich vom 2. bis 26. Körpersegmente, außerdem am letzten. Auf diese Angabe will ich indessen kein besonderes Gewicht legen, da ich nur zwei Exemplare zur Verfügung hatte.

Die Segmente sind besonders in der vorderen Körperhälfte geringelt, und zwar teilt eine tiefer einschneidende Furche das Segment in zwei Ringe, die ihrerseits durch je eine schwächere Furche nochmals in zwei Ringe abgeteilt werden, so daß also jedes Segment vierringelig ist. Diese Ringe nehmen in den letzten Segmenten an Zahl ab.

Auf dem Afterstück läßt sich diese Ringelung ebenfalls eine Strecke weit beobachten; die Länge des Afterstückes erreicht die der letzten vier Segmente.

Die Gattung **Polyophthalmus** ist eine wohlumgrenzte. Die sogenannten Seitenaugen, der Mangel an Cirren, die Zeichnung des Körpers, die 5 oder 10 Ringelung und andere Merkmale sind für diese Gattung charakteristisch.

Die Zeichnung des Körpers betreffend stimme ich mit Grube (Annulata Semperiana p. 197) darin überein, daß die Zahl der betreffenden Pigmentflecke eine wechselnde ist. An dem von Ceylon stammenden Polyophthalmus habe ich konstatiert, daß die kleineren Exemplare weniger Rückenflecken besitzen als die größeren, doch hält sich auch hier die Zahl in gewissen Grenzen. Was die andere Angabe Grube's betrifft, daß auch die Zahl der Seitenaugen nicht konstant sei, so kann ich dies an meinem ziemlich reichen Material nicht bestätigen und bin vielmehr der Ansicht, daß die Zahl der Seitenaugen, sowie ihre Lage in den Segmenten bei den einzelnen Arten, welche von mir untersucht wurden, die gleiche ist, und infolgedessen sich als konstantes Merkmal zur Artbestimmung verwenden läßt.

So gut umgrenzt auch die Gattung erscheint, so wenig sicher erscheinen zum Teil die Art-Diagnosen. Schon Grube [1]) bezeichnet

1) Grube: Die Familie der Opheliaceen. Jahresbericht der Schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur 1868.

z. B. den Polyophthalmus dubius von Quatrefages [1]) als weniger sichere Art, der Mangel eines dritten Kopfauges, welcher für diese Art charakteristisch sein soll, erscheint ziemlich unwahrscheinlich, da nicht nur sämtliche Polyophthalmen, sondern auch sämtliche Opheliaceen mit Ausnahme der Travisien, welchen die Augen überhaupt fehlen, dieses dritte dorsal gelegene, unpaare Kopfauge besitzen.

Um so unwahrscheinlicher erscheint diese Angabe außerdem noch deshalb, weil Quatrefages auch bei Polyophthalmus pictus nur zwei Kopfaugen angiebt, während bei dieser Art das dritte Kopfauge mit Sicherheit zu konstatieren ist.

Polyophthalmus ceylonensis n. sp. (Fig. 9 u. Fig. 10).

Von Colombo auf Ceylon stammend, zeigt dieser Polyophthalmus große Ähnlichkeit mit den europäischen Arten, besonders pictus. Die Länge des größten Exemplars beträgt 1,1 cm. Der Kopf ist kuppelförmig abgesetzt und trägt zu beiden Seiten die Flimmerorgane. Es folgen nun 27 Körpersegmente, die, mit Ausnahme des ersten mit zarten Borstenbündeln besetzt sind. Die Borsten sind kurz und dünn und nur wenige setzen ein Bündel zusammen.

Die Körpersegmente sind fünfringelig bis auf die letzten, welche ihre Ringelung allmählich verlieren.

Die Zeichnung des Körpers ist zweierlei Art. Sie findet sich nur an der dorsalen Seite und zwar ist der vordere Körperteil anders gezeichnet als der hintere. In den vorderen fünf Segmenten finden wir zu beiden Seiten der Mitte eines jeden Segmentes zwei hellbraune Querbänder, dazwischen liegen ebenfalls gelbbraun gefärbte Punkte. Die hinteren Segmente hingegen zeigen 15—18 halbmondförmige schwarzbraun gefärbte Pigmentflecken, in der Mitte des Segmentes liegend. Hierbei ist zu bemerken, daß die kleinen Exemplare weniger derartige Flecke zeigen als die größeren.

Die Seitenaugen beginnen im siebenten Segmente und finden sich bis zum fünfzehnten vor, so daß also neun Paar vorhanden sind. Dieselben zeigen keinen Unterschied in der Größe.

1) Quatrefages Histoire naturelle des Annelés. T. 2, p. 205.

Das Afterstück ist außerordentlich kurz, zweiblätterig, nach der dorsalen wie ventralen Seite hin offen und in zwölf Analpapillen endigend (Fig. 11).

Polyophthalmus striatus n. sp. (Fig. 12).

Stammt aus Hongkong. Die Länge des einzigen Exemplares beträgt 1,2 cm, seine Dicke 0,4 cm. Diese Art zeichnet sich vor allen anderen Polyophthalmen durch eine stark ausgeprägte Zeichnung aus. Auf das kurze kuppelförmige Kopfstück folgen 27 Körpersegmente. Eine Ringelung derselben ist vorhanden, aber sehr schwer zu sehen. Ein jedes Segment scheint in zehn Ringe zu zerfallen. Die Borsten sind sehr zart und klein, nach dem hinteren Ende zu kann man zwischen beiden Borstenbündeln eine winzige Erhebung, den Beginn des Parapodiums, bemerken. Die Zeichnung ist eine sehr regelmäßige, alle Segmente betreffende. Es sind braune Pigmentbänder, welche, besonders stark auf der Rückenfläche entwickelt, den Wurm ringförmig umziehen. Ein solches Band liegt auf der Grenze zweier Segmente, wie in der Mitte eines jeden. Im vorderen Körperteile sind die Bänder bedeutend breiter und unbestimmter. Auf der dorsalen Seite besitzen die Pigmentbänder eine kurze halbmondförmige Einknickung, mit der geöffneten Seite dem Kopfe sich zuwendend.

Am 5. bis 16. Segment inklusive sitzen zwölf Paar Seitenaugen von gleicher Größe.

Das Afterstück hat die Länge eines Körpersegmentes, ist ein geschlossener Zylinder und trägt gegen zehn Analpapillen, von denen zwei auf der Bauchseite etwas größer sind.

Vielleicht lassen sich dieselben mit den beiden großen bauchständigen Analpapillen vergleichen, welche den meisten Ammotrypanen zukommen (Fig. 13).

Ammotrypane Ingebrigtsenii n. sp. (Fig. 14).

Obgleich nicht von der italienischen Expedition herrührend, mag dennoch anhangsweise hier eine neue Opheliacee aufgeführt werden, die ich an den Küsten Spitzbergens gedredgt habe. Ich nenne diese neue Art zu Ehren meines wackeren Kapitäns, M. A. Inge-

brigtsen, der meinen Studien im Eismeere das regste Interesse zugewandt hatte und mich stets hilfreich unterstützte. Sämtliche Exemplare wurden an verschiedenen Stellen des Isesundes auf Spitzbergen in Tiefen von 50 bis 100 Meter gefunden, wo sie im Schlamme ziemlich häufig vorkamen. Auf den ersten Blick erscheint unsere Form der an den nordischen Küsten vorkommenden Ammotrypane aulogaster recht ähnlich und es steht zu vermuten, daß unsere Art in der Arbeit Malmgren's [1]) über die Polychaeten Spitzbergens, Grönlands etc. als Ammotrypane aulogaster aufgeführt worden ist. Eine ganze Anzahl hervorragender Unterschiede indessen führen zur unumgänglich nötigen Aufstellung einer neuen Art. Bei Ammotrypane aulogaster läuft das Kopfstück allmählich spitz zu (siehe Fig. 25 in meiner Arbeit „Über das Nervensystem der Opheliaceen"), bei der spitzbergischen Art hingegen sehen wir, ähnlich wie bei Armandia Weissenbornii, vorn ein kleines, kolbig anschwellendes Organ (Fig. 15). Körpersegmente zählen wir 51, die sämtlich vierringelig sind. Sämtliche Körpersegmente sind mit Borstenbündelpaaren besetzt, an sämtlichen finden sich außerdem Cirren, in scharfem Gegensatz zu Ammotrypane aulogaster.

Wir haben zwei Cirren an jedem Parapodium zu unterscheiden, einen dorsalen und einen ventralen Cirrus. Die ventralen Cirren sind in sämtlichen Segmenten vorhanden, in den ersten und letzten am größten, immerhin aber sehr klein. Die dorsalen Cirren sind bedeutend größer, Schwankungen in ihrer Größe sind nicht zu bemerken, sie fehlen dem ersten Segmente wie den drei letzten.

Die Borstenbündel, von denen zwei Paar in jedem Segmente austreten, unterscheiden sich voneinander dadurch, daß die dorsalen aus langen und dünnen, die ventralen aus kurzen und dicken Borsten zusammengesetzt sind.

An der Basis des Afterstückes finden sich, wie bei Ammotrypane aulogaster, zwei lange Cirren.

Das Afterstück ist blattförmig, nach der ventralen Seite zu offen. Unter dem Mikroskop erkennt man eine Ringelung desselben. An beiden Rändern des Blattes sitzen fünf Paar sehr kleine Papillen, zwischen denen sich jedesmal vier Ringel befinden.

---

1) Malmgren: Annulata polychaeta Spetzbergiae, Grönlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Ofversigt af kongl. Vetensk.-Akad. Förhandl. 1867, p. 184.

Vier Ringel liegen ebenfalls zwischen je zwei Parapodien; da wir nun das Afterstück als aus Segmenten entstanden zu denken haben, so werden diese Papillen jedenfalls den Parapodien entsprechen und als Überreste derselben aufzufassen sein. Das gesamte Afterstück von Ammotrypane Ingebrigtsenii ist demnach aus fünf Körpersegmenten entstanden zu denken, womit auch seine Länge übereinstimmt.

Von Interesse ist noch die Struktur der Körperdecke, welche ziemlich starke, netzförmig verbundene Stränge von hellem Aussehen zeigt.

Abgeschlossen am 21. August 1887.

Tafelerklärung.

Hierzu Tafel XXI.

Fig. 1. Travisia chiloensis Kthl. Vierfach vergrößert.

Fig. 2. Das zwanzigste und einundzwanzigste Segment von Travisia chiloensis.

Fig. 3. Mündung des Afters von Travisia chiloensis.

Fig. 4. Ammotrypane Langii Kthl. Vierfach vergrößert.

Fig. 5. Afterstück von Ammotrypane Langii.

Fig. 6. Armandia Weissenbornii Kthl. Vierfach vergrößert.

Fig. 7. Sechstes und siebentes Parapodium von Armandia Weissenbornii.

Fig. 8. Armandia exigua Kthl. Vierfach vergrößert.

Fig. 9. Polyophthalmus ceylonensis Kthl. von der Seite. Vierfach vergrößert.

Fig. 10. Polyophthalmus ceylonensis Kthl. Rückenseite, vierfach vergrößert.

Fig. 11. Polyophthalmus ceylonensis. Hinterende von der Bauchseite gesehen.

Fig. 12. Polyophthalmus striatus Kthl. Vierfach vergrößert.

Fig. 13. Polyophthalmus striatus. Hinterende.

Fig. 14. Ammotrypane Ingebrigtsenii Kthl. Vierfach vergrößert.

Fig. 15. Kopf von Ammotrypane Ingebrigtsenii Kthl.

Über das Parietalauge der Reptilien.

Von

Dr. **Ed. Béraneck,**
Professor an der Akademie zu Neuchâtel (Schweiz.)

(Hierzu Tafel XXII und XXIII).

Schon seit geraumer Zeit haben die Funktionen der Zirbeldrüse die Aufmerksamkeit der Forscher in Anspruch genommen, trotz aller Bemühungen blieben sie aber dunkel und rätselhaft. Erst die neuern Untersuchungen von DE GRAAF und W. BALDWIN SPENCER haben Licht über diese Frage verbreitet und rücken die Rolle, welche die Zirbeldrüse bei den Wirbeltieren gespielt hat, unserem Verständnisse näher. Nach den Ergebnissen, zu denen SPENCER gelangt ist, muß das Parietal- oder Pineal-Auge als eine sekundäre Differenzierung des distalen Teils der Epiphysis betrachtet werden. Bei den fossilen Reptilien aus der Sekundär-Zeit war es viel stärker entwickelt. Ichthyosaurus, Plesiosaurus, Iguanodon, Formen, welche man als die Vorfahren der heute lebenden Sauropsiden betrachten kann, und wahrscheinlich auch die Labyrinthodonten, jene riesenhaften Amphibien, welche zu Ende der Primär- und am Anfang der Sekundärzeit auftraten, besaßen wohl ein gut entwickeltes Parietalauge. Unter den heute lebenden Wirbeltieren ist dieses Sehorgan nur bei den Sauriern angetroffen worden. Die Eigenschaften, die es hier zeigt, weisen darauf hin, dass wir es mit einem im Verschwinden begriffenen Organe zu thun haben, das bei vielen Arten nicht mehr leistungsfähig ist.

SPENCER verfügte über ein reiches Untersuchungsmaterial. Er untersuchte 29 Saurierarten und konnte so die verschiedenen Grade der Rückbildung verfolgen, welche das Parietalauge innerhalb der ganzen Klasse der Reptilien erleidet. Seine anatomischen Untersuchungen berechtigen zu dem Schlusse, daß dieses bei den heute lebenden Formen relativ wenig entwickelte Sinnesorgan bei den fossilen Reptilien und Amphibien vollständig ausgebildet war.

Obgleich das Parietalauge der Wirbeltiere erst kürzlich entdeckt worden ist, so hatten doch schon mehrere Autoren seine Existenz geahnt. Da in den Abhandlungen von DE GRAAF und SPENCER und in dem Artikel von KORSCHELT (Kosmos 1886, 3. Heft) die Litteraturangaben hinreichend vollständig zusammengestellt sind, so will ich hier nicht alle Arbeiten über die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Epiphysis im einzelnen analysieren. Ich will nur daran erinnern, daß zuerst LEYDIG in seinem Werke „Die Arten der Saurier" ein auf der Dorsalseite der Gehirnregion gelegenes Organ beschrieb, das er bei einigen Arten der Gattung Lacerta und bei Anguis fragilis untersuchte. LEYDIG erkannte, daß es über der Zirbeldrüse liegt und Pigment enthält.

Bei seinen Untersuchungen über die Entwickelung der Zirbeldrüse bei den Knochenfischen fand RABL-RÜCKHARD, daß dieses Organ zwischen der ersten und zweiten Gehirnblase entsteht und sich als ein Auswuchs des Gehirns anlegt, der viele Ähnlichkeit mit den primitiven Augenblasen zeigt. Er ging sogar noch weiter und vermutete, daß die Epiphysis sich durch denselben entwickelungsgeschichtlichen Prozess in ein Sinnesorgan umwandelt, durch den die paarigen Augen der Wirbeltiere entstehen. In einer 1884 erschienenen Abhandlung wies er darauf hin, daß das Kopfskelett der riesigen Enaliosaurier aus der Lias ein dem Foramen parietale entsprechendes Loch aufweist, in welchem das aus der Zirbeldrüse entstehende Sinnesorgan lag. RABL-RÜCKHARD hält indessen dieses letztere nicht für ein eigentliches Auge, sondern nur für ein Organ der Wärmeempfindung, vermittelst dessen diese Reptilien die größere oder geringere Intensität der Sonnenstrahlen zu unterscheiden vermochten.

Fast gleichzeitig mit RABL-RÜCKHARD gelangte AHLBORN auf Grund seiner Untersuchungen über „das Gehirn der Petromyzonten" und über „die Bedeutung der Zirbeldrüse" zu ähnlichen Ergebnissen. Aus den beobachteten Thatsachen schloß er, „daß die glandula pinealis als das Rudiment einer unpaaren Augenanlage

anzusehen ist. Wenn dieser Schluß richtig ist, so besitzt die Epiphysis als rudimentäres Stirnauge, wie mir scheint, noch jetzt ein funktionierendes Analogon in dem unpaaren Auge der Tunicaten und vielleicht auch der Amphibien."

de Graaf gebührt das Verdienst, zuerst gezeigt zu haben, daß sich bei Anguis fragilis die Zirbeldrüse zu einem Sinnesorgan umwandelt, welches vermöge seiner histologischen Struktur als ein Auge betrachtet werden muß und welches sehr nahe Beziehungen zu dem Auge wirbelloser Tiere aufweist. Ein Auszug seiner Untersuchungen findet sich in Nummer 219 des Zoologischen Anzeigers (vom 29. März 1886): „Zur Anatomie und Entwickelung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien". Bei diesen Tieren stellt die Epiphysis auf den ersten Entwickelungsstadien einen einfachen Auswuchs des Zwischenhirns oder Thalamencephalum dar. Bei den Urodelen bleibt sie rudimentär, bei den Anuren, besonders aber bei den Reptilien erhält sie eine größere Bedeutung und teilt sich in zwei Teile, einen proximalen, die eigentliche Zirbeldrüse, die mit dem Zwischenhirn in Verbindung bleibt, und einen distalen, der sich immer mehr vom Basalteil sondert, mit den Gehirnhäuten verbindet und in das Foramen parietale des Kopfskelettes einlagert. Dieser distale Teil der Epiphysis ist es, welcher das Parietalauge der Saurier bildet und bei dem erwachsenen Tiere — wenigstens bei gewissen Arten — vollständig vom Basalteil getrennt ist. Er ist von den Gehirnhäuten umhüllt und zeigt die Gestalt einer kleinen, von oben nach unten mehr oder weniger zusammengedrückten Blase mit zelligem Bau. de Graaf schließt seinen Auszug mit folgenden Worten: „Die Thatsache, daß ein vollständig abgeschnürtes Epiphysenstück bei Amphibien (Anuren) excranial unter der Oberhaut, bei Sauriern (Lacerta und Anguis z. B.) excerebral unterhalb des Foramen parietale zu liegen kommt, läßt, wie dies die Entwickelungsgeschichte gezeigt hat, über die Homologie beider Gebilde wohl keinen Zweifel bestehen. Bedenkt man weiter, daß schon bei den Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Carbon, Perm und Trias in der Parietalnaht ein Loch sich vorfindet, das in seiner Lage dem bei den jetzt noch lebenden Sauriern vollständig entspricht, so zwingt uns dies zu der Annahme, daß die Epiphyse bei den Vorfahren der jetzt lebenden Tiere eine sehr große Rolle gespielt haben muß und vielleicht als ein uns bis jetzt unbekanntes Sinneswerkzeug fungiert hat."

Wir ersehen aus diesem Citate, daß de Graaf das Parietalauge der Saurier als ein in seiner Entwickelung zurückgebliebenes

Organ betrachtet, dessen gegenwärtiger Nutzen sehr zweifelhaft erscheint, dessen funktionelle Leistung aber in verflossenen geologischen Epochen viel bedeutender war. Diese Ergebnisse sind im allgemeinen, wie schon gesagt, durch SPENCER bestätigt worden. Wenn nun aber auch die Existenz eines pinealen Sinnesorganes bei den Sauriern außer allem Zweifel ist, so bedarf doch noch mancher diese Frage betreffender Punkt der Aufklärung. So sind z. B. die Resultate, zu denen SPENCER und DE GRAAF bei Anguis fragilis gelangt sind, nicht sehr in Einklang. Ferner sind auch unsere Kenntnisse von der Entwickelung des Parietalauges noch nicht sehr vollständig und nicht ganz befriedigend. Ich werde deshalb in vorliegender Arbeit ganz besonders die Embryonalentwickelung dieses Organes behandeln und dann auch einige Beobachtungen über die histologische Struktur des entwickelten Parietalauges mitteilen.

Ich habe meine Untersuchungen an Embryonen von Lacerta agilis und Anguis fragilis angestellt. Das wirkliche Alter dieser Embryonen kann ich nicht angeben. Ich kann dasselbe höchstens annähernd bestimmen nach der mehr oder weniger vorgeschrittenen Ausbildung der Gesamtorganisation und nach der Länge. Aber die Länge selbst ist wieder schwer zu bestimmen, denn wenigstens die Embryonen von Anguis sind in Windungen aufgerollt, ähnlich wie Schlangenembryonen. Von Lacerta agilis haben mir 8 verschiedene Entwickelungsstadien zwischen 3 und 28 mm Länge zur Verfügung gestanden. Ich werde nur die wichtigsten davon beschreiben: von Anguis fragilis habe ich mir keine ganz jungen Embryonen verschaffen können. Diejenigen, welche ich untersucht habe, waren, approximativ geschätzt, zwischen 25 und 63 mm lang.

Diese Embryonen sind teils mit 4%iger Salpetersäure, teils mit Pikrin-Schwefelsäure, teils mit Sublimat in konzentrierter, wässeriger Lösung behandelt worden. Die letztere Methode hat ausgezeichnete Resultate geliefert. Zur Färbung verwandte ich neben Pikrokarmin ganz besonders Boraxkarmin und zur Aufhellung Nelkenöl, Toluol und Zedernholzessenz. Letztere leistet sehr gute Dienste; sie hellt gut auf und erleichtert die Durchdringung der Objekte durch Paraffin.

Um eine klare Einsicht in die Struktur des Parietalauges zu erlangen, und um die Beziehungen zu erfassen, welche es zu der Zirbeldrüse darbietet, ist es nötig, Schnittserien nach verschiedenen Richtungen anzufertigen. Ich habe Serien von Quer-,

Horizontal- und Sagittalschnitten ausgeführt. Diese letzteren liefern die instruktivsten Übersichtsbilder.

Ich beginne mit der Beschreibung des unpaaren Auges bei den beiden Embryonalstadien von Anguis fragilis. Die Embryonen des ersten Stadiums sind 25 mm lang und bieten folgende allgemeine Charaktere. Sie sind stark eingerollt und beschreiben ungefähr $2^1/_2$ Spiralwindungen. Der Kopf ist stark eingebogen und bildet einen rechten Winkel zur Längsachse des Körpers. Das Mittelhirn nimmt die Spitze der Kopfregion ein, deren hinteren Teil es bildet. Es ist vom Hinterhirn durch eine ziemlich deutliche Einsenkung getrennt. Die Augen sind groß und vorspringend. Die Kiemenspalten sind nicht mehr sichtbar. Der Unterkiefer ist wohl entwickelt. In der Mittellinie der Rückseite verläuft eine Furche, welche der Verschlußnaht des Medullarrohres entspricht und welche auf älteren Stadien verschwindet. Die Kopfregion ist nicht mit Platten bedeckt und die Haut zeigt noch keine Schuppen.

Das 2. Stadium von Anguis fragilis bilden Embryonen von 60—63 mm Länge. Auch diese sind eingerollt, aber nicht so regelmäßig spiralförmig wie die jüngeren. Die mediane dorsale Furche ist verschwunden. Der Kopf ist beträchtlich verbreitert, nicht mehr eingekrümmt, sondern er liegt einfach in der Verlängerung der Längsachse des Körpers. Das Mittelhirn liegt nicht mehr an der Spitze der Kopfregion und ist vom Hinterhirn nicht mehr durch eine Vertiefung getrennt.

Es liegt in der Mittellinie nahe an der Spitze der Parietalplatte, welche an dieser Stelle durchsichtig wird. Wenn man den Kopf eines Embryo vom Stadium B von der Seite betrachtet, so sieht man, daß das Parietalauge nicht mehr wie im Stadium A nach außen vorspringt, es erscheint tiefer in das Integument eingesenkt, was der Erweiterung der Kopfregion und der Entwickelung der den Kopf bedeckenden Hautplatten zuzuschreiben ist. Von der Seite gesehen ist sogar der durchsichtige Teil der Interparietalplatte, welcher dem unpaaren Auge entspricht, leicht eingesenkt. Die Interparietalplatte zeigt nicht auf ihrer ganzen Oberfläche die nämliche Färbung. Sie ist im allgemeinen hell, wird aber in der Umgebung des Parietalauges etwas dunkler.

Ich gehe jetzt zu einer genaueren Beschreibung des histologischen Baues dieses Sinnesorganes über.

I.

Anguis fragilis, Stadium A.

Bei den Embryonen dieses Stadiums ist das unpaare Auge schon gut differenziert, wenn auch das Pigment noch wenig entwickelt ist. Auf Sagittal- und Querschnitten sieht man, wie es in der dorsalen Mittellinie der Kopfregion leicht vorspringt. Es ist der Ektodermschicht angelagert, von ihr nur durch eine dünne Lage Mesoderm getrennt. Das Ektoderm wölbt sich hier in Form einer Schale hervor, in deren Konkavität die konvexe Oberfläche der Kristalllinse des Parietalauges hineinpaßt. Es hat die Gestalt eines Rotations-Sphäroids, dessen Äquator horizontal ist, d. h. der Rückenfläche des Kopfes parallel liegt. Die Abflachung des Auges zeigt sich schon ziemlich deutlich, aber weniger als auf den folgenden Stadien. Es liegt zwischen dem Vorder- und Mittelhirn, entspricht also dem Zwischenhirn oder Thalamencephalum und befindet sich etwas vor der eigentlichen Epiphysis. Es ist von Mesodermgewebe umgeben, aus dem sich später der Parietalknochen entwickelt. Seine untere oder retinöse Fläche ruht auf einer fibrösen, von Zellen durchsetzten Schicht, welche später zu den Gehirnhäuten wird.

Der hintere und untere Rand des Auges, welchen man als Occipitalrand bezeichnen könnte, lehnt sich an die Spitze der Epiphysis an und stellt so eine Verbindung mit dem Gehirn her. — Das Auge zeigt eine innere Höhle, welche auf den Schnitten die Gestalt einer Ellipse hat, deren größter Durchmesser im Äquator der Augenkugel liegt. Diese zentrale Höhle ist bei den relativ jungen Embryonen des Stadiums A mehr ausgeprägt als bei den älteren des Stadiums B. Sie hat nicht überall die nämliche Höhe, sie ist tiefer in ihrem peripherischen als im mittleren Teile, welch letzterer dem Raume zwischen Kristalllinse und Retina entspricht.

Die Wandungen des Auges sind ziemlich dick (Fig. 1) und besitzen eine wesentlich zellige Struktur. Es ist nicht möglich, eine regelmäßige Anordnung der Elemente zu deutlichen Schichten zu erkennen. Der allgemeine Bau des Auges ist auf diesem Stadium sehr einfach und zeigt durchaus keine Übereinstimmung mit dem Bau der paarigen Augen auf denselben oder noch früheren Entwickelungsstadien. Die Art der Entwickelung der Linse und der Retina ist beim Parietalauge und bei den paarigen Augen eine gänzlich verschiedene. Bei diesen letzteren entsteht die

Retina aus dem vordern oder innern Blatt der sekundären Augenblasen, während beim unpaaren Auge die Augenblase keine Einfaltung erfährt. Ihre vordere, gegen das Ektoderm gerichtete Wandung bildet die Linse, die hintere, gegen das Gehirn zu gerichtete die Retina.

Schon beim ersten Auftreten des Parietalauges, das heißt in dem Augenblick, wo der distale Teil der Epiphysis anschwillt und sich vom Basalteil trennt, lassen sich die Retina und die Linse erkennen. Sie brauchen nur noch einige histologische Veränderungen zu erfahren, um die definitiven Charaktere darzubieten. Bei den paarigen Augen ist die Linse ektodermalen Ursprungs. Beim unpaaren Auge stellt sie nicht eine unabhängige Bildung dar, denn sie ist hier weiter nichts als die vordere Wand der pinealen Augenblase.

Die Augen sind seitlich nicht mehr vorspringend. Der Kopf ist von Hautplatten bedeckt, welche sich von der Occipitalgegend bis zur Ethmoidalregion erstrecken und in ihrer Form und Anordnung mit denen des erwachsenen Tieres im allgemeinen übereinstimmen. Indessen sind diese Plättchen beim Embryo schärfer voneinander getrennt und sie heben sich mehr ab als beim vollständig entwickelten Tier.

Auf der medianen Partie der Rückenseite des Kopfes unterscheidet man die umfangreiche schildförmige Frontalplatte. Mit ihrem hintern Rande grenzt diese an die Interparietalplatte, welche ebenfalls median liegt, aber kleiner ist und die Gestalt eines Dreieckes hat, dessen Basis auf dem Frontale ruht und dessen Spitze sich an die Occipitalplatte anlegt.

Zu beiden Seiten des Interparietale liegen die Parietalia, welche die Gestalt etwas verlängerter Vierecke haben.

Wenn man die Kopfregion der eben beschriebenen beiden Stadien bei Lupenvergrößerung betrachtet, so erkennt man leicht die Stelle, wo das Parietalauge liegt. Zur größeren Bequemlichkeit will ich das jüngste Stadium, dasjenige von 25 mm Länge, mit dem Buchstaben A und das ältere mit B bezeichnen. Bei den Embryonen A ist das Parietalauge viel weniger deutlich sichtbar, wenigstens äußerlich, als bei den Embryonen B, was von der geringeren Entwickelung des Pigmentes bei den ersteren herrührt. Beim Stadium A bedingt das unpaare Auge eine leichte Emporragung in der Mittellinie der Kopfregion. Es ist ein wenig hinter den paarigen Augen zwischen dem Mittel- und dem Vorderhirn gelegen und schimmert ziemlich deutlich in Form eines sehr engen Pigmentringes durch das Integument hindurch.

Bei den Embryonen des Stadiums B ist das Parietalauge noch deutlicher vom Encephalum abgegrenzt als beim vorhergehenden Stadium. Es liegt im Foramen parietale und hebt sich dunkel von den umgebenden Geweben ab, denn seine Pigmentschicht hat jetzt eine gewisse Dicke erlangt.

Weder bei den Embryonen dieses Stadiums, noch auch beim erwachsenen Tiere ist die Linse von der Retina getrennt; beide sind vielmehr an ihrem ganzen Außenrande innig miteinander verbunden. Auf Schnitten stellen sie einen elliptischen Ring dar, dessen gegen das Gehirn zugewandte Seite zusammen mit den vorderen und hinteren Rändern die Retina bilden, während die dem Ektoderm zugekehrte Seite die Linse bildet. Die Retina besitzt also eine größere Ausdehnung als die Linse. Selbstverständlich existiert eine Grenzlinie zwischen beiden Teilen, diese ist aber nur undeutlich und bedingt nicht eine scharfe Trennung. Man bemerkt bloß an dem Punkte, wo die beiden Membranen ineinander übergehen, eine mehr oder weniger deutliche Einschnürung. Diese Einschnürung ist überdies nur am innern Rande der Linse sichtbar, welcher das Lumen der Augenblase begrenzt. Am äußern Rande setzt sich die Wölbung der Linse kontinuierlich in die der Retina fort.

Die Linse des unpaaren Auges bildet die Decke der Augenblase; sie ist in ihrer Mitte etwas verdickt (Fig. 2). Ihre innere und äußere Wölbung sind fast ganz gleich. Auf dorsoventralen Längsschnitten läßt sich jedoch feststellen, daß die äußere Wölbung regelmäßiger ist; sie steigt allmählich von der Peripherie zum dorsalen Pole der Augenkugel an, wo die Konvexität ihr Maximum erreicht. Demgegenüber ist die Wölbung der Innenfläche sehr stark an der Vereinigungsstelle der Linse und der Retina, nimmt aber ziemlich unvermittelt ab, so daß in der medianen Partie eine Art Plateau zustande kommt.

Wenn auch die histologische Struktur der Linse sehr einfach ist, so bedarf es doch zum Studium derselben sehr dünner Schnitte, da die zelligen Elemente dicht gedrängt liegen.

Die Schnitte, auf die sich die nachfolgende Beschreibung bezieht, haben eine Dicke von $^1/_{100}$ und $^1/_{200}$ mm. Die histologischen Charaktere sind ein wenig verschieden, je nachdem man den peripherischen oder den zentralen Teil der Linse untersucht. In diesem letztern treten sie am schärfsten hervor.

Die Linse wird nicht in ihrer ganzen Dicke vom Boraxkarmin in gleicher Weise gefärbt. Bei der großen Mehrzahl der Zellen

treten unter dem Einflusse dieses Färbungsmittels die Kerne und Kernkörperchen deutlich hervor; die Kerne färben sich intensiv. Einige Elemente sind stärker lichtbrechend und zeigen fast keine Verwandtschaft zu dem Farbstoffe.

Nicht alle Elemente der Linse besitzen dieselben Charaktere. Die Kerne der einen (diese sind relativ selten) sind beinahe kugelig, während die der andern (weitaus zahlreichern) spindelförmig verlängert erscheinen. Die im zentralen Teile spärlichen Zellen mit kugeligen Kernen nehmen an der Peripherie an Zahl zu und gehen hier ohne scharfe Scheidelinie in die Elemente der Retina über. Die spindelförmigen Kerne der Retinazellen stehen mit ihrer Längsachse senkrecht auf dem größern Durchmesser der Linse, folglich senkrecht auf dem Äquator der Augenblase. Sie sind von ziemlich ansehnlicher Größe. Die meisten von ihnen sind etwa halb so dick als lang. Sie enthalten gewöhnlich zahlreiche Körnchen, welche sich auf der hellen Grundsubstanz des Kerns deutlich abheben. Obwohl überall zerstreut, sind sie doch in der peripherischen Schicht reichlicher. Das kugelige, stark gefärbte Kernkörperchen liegt bald im Mittelpunkt des Kerns, bald befindet es sich gegen das am meisten verdickte Ende desselben zu. — Die Zahl der Kernkörperchen in einem Kern variiert, sehr häufig findet man deren zwei oder sogar drei. Die Elemente der Linse sind nicht zu regelmäßigen Schichten angeordnet; man kann höchstens ganz im allgemeinen drei Hauptzonen unterscheiden: eine obere, deren Kerne mehr oder weniger der äußern Oberfläche der Linse anliegen; eine mittlere, in welcher diese Elemente dichter gedrängt liegen, und eine innere, der innern Oberfläche der Linse angrenzende. Die Zellen sind mehr oder weniger faserförmig verlängert, sie liegen parallel dem kurzen Durchmesser der Linse und verleihen ihr ein gestreiftes Aussehen.

Den Grenzlinien der Zellen entlang beobachtet man im Protoplasma feine körnige Züge, welche besonders an der innern und äußern Oberfläche der Linse deutlich sichtbar sind.

Die Linse des Parietalauges zeigt nicht jene fibrilläre Struktur, welche diejenige der paarigen Augen auf einem entsprechenden Entwickelungsstadium besitzt. An ihre innere, die zentrale Höhle der Augenblase begrenzende Oberfläche legen sich kleine Hervorragungen an, welche in die Höhle vorspringen und eine Art feiner Bezahnung darstellen (Fig. 1 und 2 *th*). Sie liegen dicht aneinander und sind verschieden groß. Sie scheinen von der Linse getrennt zu sein. Bei feiner Einstellung sieht man jedoch, daß sie nur Fortsätze der Linsenzellen sind. An der äußeren Ober-

fläche der Linse kommt eine solche Zähnelung nicht vor, das Protoplasma der Zellen legt sich einfach an dieselbe an, ohne über sie hervorzuragen.

Die vorstehende Beschreibung der Linse des Parietalauges bezieht sich auf Serien von dorsoventralen Längsschnitten. Leichte Abweichungen lassen sich konstatieren, je nachdem die Schnittebene senkrecht auf dem Äquator der Augenblase steht oder ihm parallel liegt. Die Abweichungen betreffen die größere oder geringere Dichtigkeit und Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen. Sie sind so unbedeutend, daß ich nicht näher darauf eingehe.

Die Retina des Parietalauges vom Stadium A hat eine relativ beträchtliche Oberfläche (Fig. 3*r*). Sie bildet etwa $^3/_4$ der ganzen Augenkugel, sie ist dick, ihre innern und äußern Konturen verlaufen einander parallel. Ihre Konkavität ist gegen die innere Höhle des Auges, die konvexe Seite gegen das Gehirn zu gerichtet. Sie enthält zahlreiche Zellen, welche in der mittleren Region dieser Membran und an ihrer äußern Oberfläche besonders zahlreich angehäuft sind. An der innern, der Höhlung der Augenblase zugekehrten Seite sind sie viel spärlicher.

Die Retinazellen besitzen im allgemeinen einen kugligen Kern, doch kommen auch längliche, spindelförmige Kerne vor, wie die der Linse. Alle Kerne sind von Körnchen erfüllt und enthalten ein oder mehrere Kernkörperchen. Es zeigen sich in der Retina schon sehr kleine Pigmentkörnchen, welche nicht auf eine bestimmte Zone begrenzt sind und welche eine Art schwärzlichen Staubes bilden, der hie und da in dünnen Zügen das Innere der Retina durchdringt. In der Nähe der Verbindungsstelle der Retina und der Linse werden die Kerne spärlicher. Sie sind hier alle kuglig und gegen die äussere Oberfläche der Augenkugel zu gedrängt. Auf Querschnitten erscheint diese Außenseite garniert von einer Reihe von Kernen, die eine fast kontinuierliche, von dem übrigen Teil der Retina ziemlich scharf abgegrenzte Schicht bilden.

Auf der inneren, die zentrale Höhle des Auges begrenzenden Fläche der Retina erheben sich kleine Vorragungen, welche der Zähnelung der innern Fläche der Linse entsprechen, und wie dort mit dem Protoplasma der Retinaelemente in Zusammenhang gebracht werden müssen.

Wie man aus der vorstehenden Beschreibung ersehen kann, läßt sich die Retina des Parietalauges nicht mit derjenigen der paarigen Augen vergleichen. Sie entsteht nicht durch eine Ein-

stülpung der vordern Wand einer primitiven Augenblase, sondern sie wird bloß vom verdickten Boden des distalen Teils der Epiphysis gebildet. Vom ontogenetischen Standpunkte aus kann sie als eine primäre Bildung betrachtet werden, in dem Sinne, daß sie direkt aus der hintern (dem Gehirn zugekehrten) Wand der Auftreibung der primitiven Zirbeldrüse entsteht. Sie entwickelt sich durch einfache Differenzierung der Zellen dieser Wand und durchläuft keineswegs ähnliche Stadien wie bei den paarigen Augen der Wirbeltiere.

Wie schon erwähnt, kommt das Parietalauge mit seinem hintern Rande auf den Basalteil der Epiphysis (Fig. 4) zu liegen. Es liegt aber nicht in der direkten Verlängerung dieser letzteren, sondern bildet mit ihr einen stumpfen Winkel. Der Basalteil der Epiphysis hat im allgemeinen denselben Bau wie das unpaare Auge. Er besitzt auch dicke Wandungen, welche eine zentrale Höhle umschließen und welche zahlreiche kuglige, oder mehr oder weniger spindelförmige Kerne enthalten. In den Kernen finden sich Körnchen und ein oder mehrere Kernkörperchen. Auch hier finden sich an der inneren Oberfläche der Drüse Hervorragungen, welche in die zentrale Höhle hineinragen und stärker entwickelt sind als im unpaaren Auge. Die Identität der histologischen Struktur des Auges und der Epiphysis und die engen Beziehungen derselben zu einander, die sich bei den Embryonen dieses Stadiums zeigen, beweisen hinreichend, daß das Parietalauge nur eine Differenzierung der Zirbeldrüse ist. Zu diesem Beweise gesellen sich noch andere hinzu, welche durch die Thatsachen der Entwickelung des Parietalauges auf noch jüngern Stadien geliefert werden.

Auf dorsoventralen Längsschnitten sieht man, daß vom vordern und obern Rand der Epiphysis ein Bündel von mit einigen Kernen vermischten Fasern abgeht und nach kurzem Verlaufe an der untern Fläche der Retina endigt (Fig. 4 *n. op*). Das Bündel ist durchsichtig und ziemlich schwer zu beobachten; es ist von Mesodermgewebe umgeben und von ihm teilweise verdeckt. Es dringt von außen in die Retina ungefähr an ihrer konvexesten Stelle ein. Nach seinem Eintritt in diese Membran verbindet es sich mit einer kleinen Ansammlung von Kernen. Es ist sehr schwer, den Verlauf der Fasern bis an ihr Ende zu verfolgen. Es scheint, daß sie auch mit den Retinazellen in Verbindung treten.

Das andere Ende des Bündels zieht sich dem vordern Rande der Epiphysis entlang, um sich bald in derselben zu verlieren. Die Eigenschaften des der Zirbeldrüse entlang verlaufenden Faser-

bündels und seine Beziehungen zur Retina lassen es als wahrscheinlich erscheinen, daß wir es hier mit einem rudimentären Augennerven zu thun haben. Das Faserbündel kann man auch auf Querschnitten beobachten, doch lassen sich dann seine Beziehungen zur Epiphysis viel schwerer feststellen.

Anguis fragilis, Stadium B.

Das Parietalauge zeigt bei diesen Embryonen im allgemeinen dieselbe Struktur wie auf dem vorhergehenden Stadium, aber die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Retina und der Linse treten deutlicher hervor. Das ganze Auge ist flacher, aber umfangreicher geworden. Die zentrale Höhle hat sich verlängert, aber verengt; sie ist weniger deutlich als auf dem jüngern Stadium und sie wird zum großen Teil von der Linse eingenommen. Mit Bezug auf die Epiphysis liegt jetzt das unpaare Auge weiter vorn als auf dem Stadium A. Während es früher noch in der Gegend des Zwischenhirns lag, entspricht es jetzt der Lage nach der hintern Region der großen Hemisphäre. Es lehnt sich jetzt nicht mehr direkt an den Basalteil der Zirbeldrüse an. Wenn es auch noch nicht vollständig von ihm losgelöst ist, so zeigt sich doch deutlich der Beginn einer solchen Trennung (Fig. 5 *p. ep*). Der Basalteil der Epiphysis, welcher vom Zwischenhirn abgeht, hat eine dreieckige Gestalt. Er richtet sich zunächst gegen die Dorsalseite der Kopfregion, dann biegt er um, wird fast horizontal und verlängert sich nach vorn gegen das Parietalauge zu. Während seines Verlaufes verengert er sich und bildet schließlich nur noch einen Zellenstrang, in welchen die zentrale Höhle der Epiphysis nicht hineindringt. Dieser Zellenstrang endigt am hintern oder Occipitalrande der Augenblase.

Die Wandungen der Epiphysis zeigen denselben histologischen Bau wie bei den Embryonen A, nur sind sie verhältnismäßig dünner geworden. Die Bezähnelung längs der innern Oberfläche der Drüse ist stärker entwickelt als beim vorhergehenden Stadium. Sie hat das Aussehen eines Netzes erlangt, welches ziemlich weit in das Lumen vorspringt und sogar an gewissen Stellen dasjenige der gegenüberliegenden Wand erreicht. Dieses Netz beruht, wie beim Stadium A, auf Fortsatzbildungen der Epiphysiszellen.

Auf dem Stadium B liegt das Parietalauge nicht mehr so dorsal wie vorher. Es wölbt sich nicht mehr über die Medianlinie der Kopfregion hervor. Der Kopf hat sich beträchtlich ent-

wickelt, und das unpaare Auge erscheint unter das Integument eingesenkt. Die Hautschicht selbst hat sich verdickt; die Frontal- und Parietalplatten haben sich gebildet, so daß die Augenkugel vollständig in der Dicke der Schädelwände verborgen liegt. Sie hat die Gestalt eines Ellipsoides, dessen große Achse horizontal ist, d. h. parallel der Längsachse des Kopfes. Die Abplattung des Parietalauges hat eine Abnahme der Wölbung der äußern und innern Fläche der Linse und der Retina zur Folge. Die äußern Flächen dieser beiden Membranen sind nicht mehr konvex wie auf dem vorhergehenden Stadium, sondern fast eben, horizontal und einander parallel. Was die innern, die zentrale Höhlung begrenzenden Flächen anbetrifft, so sind sie weniger regelmäßig; die der Retina ist leicht gebuchtet; zunächst unter ihr liegt eine Pigmentschicht von ziemlich konstanter Dicke. Die innere Fläche der Linse zeigt eine etwas beträchtlichere Wölbung; ihre Konvexität ist gegen die Retina zugekehrt und füllt einen Teil der zentralen Region der Augenhöhle aus.

Die Linse nimmt ungefähr $^2/_3$ der Dorsalseite des Parietalauges ein; sie ist annähernd plankonvex und ziemlich verlängert (Fig. 6 *l*). Ihr verdünnter peripherischer Rand setzt sich direkt in die Retina fort. Quer- und Längsschnitte zeigen übereinstimmend, daß keine Unterbrechung zwischen den beiden Membranen vorhanden ist. Die histologische Struktur der Linse weicht sehr wenig von derjenigen der Embryonen des Stadiums A ab. Man findet in ihr die nämlichen spindelförmigen, senkrecht zum Äquator der Augenkugel stehenden Kerne und überdies noch eine gewisse Anzahl mehr oder weniger kugliger Kerne. Alle diese Kerne haben ein körniges Aussehen und ein oder mehrere Kernkörperchen. Sie sind zahlreicher im zentralen Teil der Linse als an ihrer Peripherie, besonders stark angehäuft aber sind sie in der mittleren Region des erstern. Der äußern Fläche der Linse entlang sind sie sehr spärlich. Die Zellen der Linse sind auf diesem Stadium relativ weniger dicht gedrängt, sie erscheinen noch deutlicher faserförmig.

Obschon das Pigment fast ausschließlich der Retina angehört, so trifft man doch hie und da Pigmentkörnchen in den Zellen der Linse. Sie sind auf die im Zentrum der letztern liegenden Elemente beschränkt und treten nie in größerem Maße auf.

Auf dem Stadium A war die zentrale Höhle der Augenblase fast vollständig leer; die hyaline Substanz, welche vom Protoplasma der Linsenzellen herrührt, ragte nur wenig weit in das

Lumen der Augenblase vor. Beim Stadium B hat sich dies geändert; die Oberfläche der Höhle hat sich jetzt ausgedehnt, aber sie ist niedriger geworden. Sie ist ferner fast ganz ausgefüllt von der hyalinen Substanz, die sich mit Boraxkarmin nicht färbt, und deren Struktur identisch ist mit derjenigen der Substanz, welche die Höhlung des Basalteils der Epiphysis auszufüllen beginnt (Fig. 6 *sh*). Die durchsichtige, zwischen der Linse und der Retina lagernde Schicht hat sich aus den Vorragungen an der innern Oberfläche der Augenblase des vorhergehenden Stadiums entwickelt. Man trifft bisweilen in ihr Kerne an, welche entweder der Retina oder der Linse angehören. An der Peripherie der Augenhöhle erreicht diese hyaline Substanz ihre größte Mächtigkeit und ist auch hier am deutlichsten differenziert. Bei starker Vergrößerung zeigt sie sich in dieser Gegend als eine Schicht mehr oder weniger deutlicher, strahlenförmig angeordneter Stäbchen, welche auf Schnitten aussieht wie eine fächerförmige Faltung, deren Falten vom Zentrum gegen die Peripherie ausstrahlen. Diese Falten sind nicht sehr regelmäßig. Ihre äußeren Enden legen sich an die Retinamembran an. Diese Faltung des peripherischen Teiles der durchsichtigen Substanz läßt sich viel leichter auf Quer- als auf Längsschnitten beobachten. Übrigens ist sie nicht auf allen Schnitten durch das Parietalauge sichtbar; sie scheint vielmehr auf die Pole des Augenellipsoides beschränkt zu sein. — Die Retina hat ungefähr dieselbe Dicke wie die Linse. Sie bildet den Boden der Augenblase. An ihrer Peripherie biegt sie plötzlich ein und verbindet sich mit der Linse (Fig. 6 *r*). Sie bildet also die unteren und seitlichen Wandungen der Augenkugel. Sie enthält zahlreiche Kerne, die zu mehr oder weniger geradlinigen horizontalen Serien angeordnet sind. Die Kerne sind im allgemeinen kuglig, einige sind auch spindelförmig, aber nie so langgestreckt wie in der Linse. Die Retinakerne haben noch auf diesem Stadium einen körnigen Inhalt und einen oder mehrere Kernkörperchen. Sie unterscheiden sich wenig voneinander und sind, wie schon gesagt, zu leicht gebuchteten horizontalen Serien angeordnet. Man kann bis vier solcher Schichten unterscheiden. Die erste verläuft der äußern Oberfläche der Retina entlang: sie ist regelmäßiger als die anderen, von denen sie ziemlich deutlich abgegrenzt ist. Sie entspricht der Schicht, die ich schon beim Stadium A beschriebeu habe. Die vierte Schicht liegt an der innern Oberfläche der Retina und wird zum Teil durch die Pigmentablagerung verdeckt. Die beiden anderen liegen dazwischen, sie sind nicht geradlinig und entfernen sich voneinander

oder nähern sich infolgedessen an verschiedenen Stellen. Eine der wichtigsten Veränderungen, welche sich in der Retina vollzogen haben, ist die Ablagerung der Pigmentsubstanz zu einer der innern Oberfläche dieser Membran entlang verlaufenden Schicht. Von dieser Schicht gehen hie und da kleine Züge ab, welche mehr oder weniger tief in die Retinawandung hineindringen.

Nach dem Gesagten hat sich, wenn wir von der Entwickelung der Pigmentsubstanz absehen, die Retina seit dem Stadium A nicht weiter differenziert. Sie ist stationär geblieben und hat sogar z. T. eine rückschreitende Entwickelung erfahren. Ihre Elemente sind zahlreicher, aber gleichartiger.

Außerdem existiert auf diesem Stadium jener Strang nicht mehr, welcher der vordern Fläche der Epiphysis entlang verläuft, in die Retina eindringt und wahrscheinlich einen rudimentären Augennerven darstellt. Das unpaare Auge ist, wie wir aus seinen embryologischen Charakteren schließen können, nicht dazu bestimmt, bei der erwachsenen Anguis eine aktive Rolle zu spielen, da ja die Retina in gewisser Hinsicht auf jüngeren Stadien mehr differenziert ist als auf älteren Stadien und da sie im Verlaufe der Entwickelung verhältnismäßig früh Eigenschaften erlangt, die sie bis zur vollständigen Ausbildung des Körpers mit geringfügigen Abänderungen beibehält. Mir scheint die Existenz eines einem rudimentären Augennerven vergleichbaren Faserstranges bei jungen Embryonen und das frühzeitige Verschwinden desselben zu beweisen, daß das unpaare Auge bei den Stammformen der Anguis unter den Sauriern Funktionen der Sinneswahrnehmung erfüllte, daß es aber seine frühere Bedeutung eingebüßt hat und im Verschwinden begriffen ist.

Das Parietalauge von Anguis fragilis ist wohl nicht beweglich gewesen; denn weder bei Embryonen noch bei Erwachsenen lassen sich irgendwelche mit ihm in Verbindung stehende Muskelfasern nachweisen. Es ist wahrscheinlich, daß dasselbe bei den Vorfahreu der Fall war. In dem Maße, als seine Leistungsfähigkeit abnahm, zog es sich in die Tiefe der Schädelwände zurück. Die oberflächliche Lage des Parietalauges läßt uns auch das Fehlen der besondern Muskulatur verständlich erscheinen, welche sich bei den paarigen Augen entwickelt.

Es hat unter den Licht- und Wärmeverhältnissen funktioniert, in welchen sich die Saurier und Amphibien zu Ende der Primär- und während der Sekundärzeit befanden, und hat seine Nützlichkeit in dem Maße verloren, als diese Verhältnisse mit fortschreiten-

der geologischer Entwickelung den heutigen ähnlicher wurden. Das Parietalauge hat sich rückgebildet, ist rudimentär geworden und hat sich nur bei denjenigen Gruppen erhalten, bei denen es in den frühern geologischen Epochen zur höchsten Entfaltung gelangt war.

Um meine Darstellung des Baues des embryonalen Parietalauges zu vervollständigen, will ich noch einige Worte über die Struktur dieses Organes beim erwachsenen Tier hinzufügen. Ich werde nicht ausführlich sein, da DE GRAAF es eingehend beschrieben und seine Struktur durch gute Abbildungen erläutert hat. Aber ich muß mich doch darüber äußern, weil die Ergebnisse, zu denen SPENCER gelangt ist, nicht vollständig mit denen von DE GRAAF übereinstimmen. Ich glaubte deshalb die Beobachtungen dieser Forscher kontrollieren und mit den meinigen vergleichen zu müssen.

Das unpaare Auge der erwachsenen Anguis fragilis.

Das Parietalauge der erwachsenen Anguis ist in der dura mater eingeschlossen und liegt im Foramen parietale, das es nicht vollständig ausfüllt. Mit dem Basalteile der Epiphysis steht es nicht mehr, wie es beim Embryo der Fall war, in Zusammenhang. Es hat sich also die Trennung des unpaaren Auges von der Zirbeldrüse, welche schon auf dem Stadium B eingeleitet wurde, vollständig vollzogen. Ohne Kenntnis der Entwickelung könnte man also kaum vermuten, daß dieses Organ nur eine Differenzierung der Epiphysis ist. Die Augenblase ist nicht umfangreicher als beim Embryo, sie ist nur weniger plattgedrückt. Die histologische Struktur ist eher einfacher geworden.

DE GRAAF giebt an, daß die Linse vollständig von der Retina getrennt sei. SPENCER bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe. Er sagt: „The eye, as far as could be told, agreed with all other forms examined in having the lens directly continuous with the posterior walls of the vesicle“ [1]). Diese Bemerkung SPENCER's ist vollständig richtig. Wie schon hervorgehoben, existiert bei den beiden oben beschriebenen Entwickelungsstadien keine eigentliche Scheidelinie zwischen Retina und Linse. Auch beim erwachsenen Tiere habe ich keine solche Grenze beobachtet. Die Linse hebt sich auf Schnitten immer deutlich ab, da sie allseitig von der Ablagerung von Retinapigment umgeben ist. Aber die Grenze dieser

1) Quart. Journ. of Microscop. Sc. Oct. 1886, p. 205.

Ablagerung kann nicht als eine Scheidelinie betrachtet werden (Fig. 7). Auf dünnen Schnitten sieht man, daß die Linse sich unter der Pigmentschicht direkt in die Retina fortsetzt. Die Pigmentschicht ist viel stärker entwickelt als im Embryo; sie bedeckt etwa $^3/_4$ der Augenoberfläche und läßt nur die Linse frei.

Die Zellen, welche die Linse enthält, sind weniger zahlreich als auf den Embryonalstadien; sie sind dagegen im allgemeinen mehr langgestreckt und haben ein ausgesprochen faseriges Aussehen. Ihre Kerne stehen mit der Längsaxe fast immer senkrecht auf dem Äquator der Augenblase. Es giebt indessen Ausnahmen von dieser Regel, indem mehrere Kerne mehr oder weniger schief gerichtet sind. Diese finden sich hauptsächlich häufig in der mittleren Region der Kristalllinse (Fig. 7 und 8 *l*).

Die Einsicht in die histologische Struktur der Retina wird durch die Pigmentablagerungen, welche im Umfange der Augenblase das Aussehen strahlenförmig verlaufender Streifen haben, teilweise erschwert. Sie sind im zentralen Teile der Retina am reichlichsten und bilden eine Art Hervorragung, welche in die Augenhöhle vorspringt und sich an die innere Fläche der Linse anlegt (Fig. 8). Auf anderen Schnittserien ist die Pigmentablagerung so beträchtlich, daß sie die ganze Dicke der Retina durchsetzt. Die Retinaelemente sind weniger zahlreich und weniger gedrängt als auf dem Stadium B. Abgesehen vom Pigmentstoff, ist die Retina beim erwachsenen Tiere weniger hoch differenziert als beim Embryo. Sie besitzt nicht eine so komplizierte Struktur, wie de Graaf angiebt. Nach diesem Forscher würde eine innere, aus einer Reihe von Stäbchen bestehende Schicht und weiter nach außen cylindrische Zellen vorhanden sein, welche mit einem Ende auf der Pigmentschicht aufliegen. Spencer glaubt, daß diese innere Schicht weiter nichts ist als geronnene in der Zirbelblase enthaltene Flüssigkeit, die im Momente des Sterbens gebildet wird. Diese geronnene Flüssigkeit würde sich an die innere Fläche der Retina anlegen, aber keine Zusammensetzung aus cylindrischen Zellen und Stäbchen, wie de Graaf behauptet, zeigen.

Bei der Beschreibung des Stadium B habe ich gezeigt, daß die zentrale Höhle der Augenblase von einer hyalinen Substanz erfüllt ist, welche ein Produkt des Protoplasmas der Zellen der Retina und der Linse ist, und ich habe auch gezeigt, daß diese selbe Substanz zum Teil die primitive Höhle des Basalteils der Epiphysis erfüllt. Wir finden dieselbe im Auge des erwachsenen Tieres mit denselben Eigenschaften wieder. Im Umfange der Augenhöhle ist

sie am dicksten und am deutlichsten differenziert. Sie bildet in dieser Region wie beim Stadium B eine aus mehr oder weniger deutlichen Stäbchen bestehende Schicht, welche auf Schnitten wie fächerförmig gefaltet aussieht. Die stäbchenartigen Gebilde strahlen vom Zentrum gegen die Peripherie aus und legen sich mit ihren äußeren Enden an die Pigmentschicht an (Fig. 7 und 8 *th*). Diese Stäbchen sind nicht sehr regelmäßig, aber sie finden sich konstant sowohl beim erwachsenen Tier als beim Embryo. Sie sind es wahrscheinlich, welche zu dem Irrtum DE GRAAF's Veranlassung gegeben haben und welche ihn verleiteten, eine Stäbchenschicht und eine Schicht cylindrischer Zellen in der Retina anzunehmen. Nach meinen Beobachtungen besitzt also DE GRAAF's innere Retinaschicht keinen zelligen Bau; sie ist aber auch nicht geronnene Flüssigkeit, denn sie findet sich schon bei jungen Embryonen und zeigt auf allen Schnittserien, die ich untersucht habe, bestimmte und konstante Eigenschaften. Bei jungen Embryonen ist sie wenig entwickelt; mit fortschreitender Entwicklung nimmt sie zu und erfüllt schließlich die Augenhöhle fast vollständig. So finden wir sie beim erwachsenen Tiere. Die hyaline Substanz, aus welcher diese vermeintliche innere Retinaschicht besteht, ist, wie ich schon dargelegt habe, ein Produkt des Protoplasmas der Retina- und Linsenzellen.

Das Parietalauge des erwachsenen Tieres unterscheidet sich von demjenigen des Embryo vornehmlich durch die starke Entwicklung der Pigmentablagerung. Auf dem Stadium A sind die Pigmentkörnchen spärlich. Auf dem Stadium B bilden sie eine die Augenhöhle begrenzende Schicht. Beim erwachsenen Tier verbreiten sie sich bisweilen in der Retina in ihrer ganzen Dicke. Auf einigen Schnitten sind die Pigmentkörnchen zu kugligen Massen vereinigt, die vornehmlich im Zentrum der Retina angehäuft sind. Eine solche Entwicklung von Pigment im Parietalauge, das unter der Haut verborgen liegt und das wahrscheinlich ganz funktionslos ist, erscheint ziemlich seltsam und um so mehr, als das Auge offenbar, wie Ontogenie und Phylogenie übereinstimmend lehren, rückgebildet ist.

II.

Lacerta agilis.

Die Embryonen von Lacerta, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, gehören größtenteils zu früheren Entwicklungs-

stadien als die von Anguis. Ich werde sie nicht alle beschreiben, sondern mich mit der Schilderung derjenigen begnügen, welche die bisher gelieferte Entwicklungsgeschichte des Parietalauges zu ergänzen geeignet sind. Die 3 mm langen Embryonen eignen sich sehr gut für das Studium der ersten Entstehung des unpaaren Auges. Dasselbe liegt in der Medianlinie der Rückseite der Kopfregion. Da das Zwischenhirn noch nicht gebildet ist und die mittlere Gehirnblase die Spitze des Kopfes einnimmt, so erscheint das Auge auf diesen jungen Stadien weiter nach vorn gelagert als bei älteren Embryonen. Es liegt ungefähr in der halben Entfernung der Spitze der Kopfregion vom Nasenende derselben. Von der Decke der vorderen Gehirnblase ragt eine Erweiterung gegen die Rückenfläche zu vor und legt sich an die Ektodermschicht an. Gegen ihren mittleren Teil zu verengert sich diese Erweiterung und teilt sich so in zwei kleine Bläschen, die miteinander in Kommunikation stehen und sich gemeinschaftlich in die Gehirnhöhle öffnen (Fig. 9). Von diesen beiden noch unvollkommen entwickelten Bläschen stellt das eine, das vordere, das zukünftige Parietalauge, das andere, hintere die Epiphysis dar.

Da die Erweiterung, aus der durch Einschnürung das unpaare Auge und die Zirbeldrüse hervorgehen, nur eine Ausstülpung einer Gehirnblase ist, so wird sie auch die histologischen Charaktere derselben besitzen. Wir werden in ihr die gleichen mit körnigem Protoplasma versehenen Medullarzellen mit bald körnigem, bald homogenem Kerne antreffen. Auf diesem Stadium sind die Augenblase und die Epiphysisblase einander gleich. Auch die dorsalen und ventralen Wände der Augenblase, welche später zur Linse respektive zur Retina werden, unterscheiden sich noch nicht von einander (Fig. 9). Sie sind gleich dick und zeigen dieselbe Struktur. Übrigens ist bei diesen sehr jungen Embryonen die ventrale Wand noch nicht vollständig, da die Augenblase immer noch mit der Gehirnhöhle kommuniziert. Die Gehirnausstülpung, aus der das Parietalauge und die Epiphysis hervorgehen, hat die Form eines Ellipsoides, dessen Längsaxe horizontal, d. h. der dorsalen Fläche der Kopfregion parallel liegt. Die Einschnürung, welche sie in die beiden sekundären Bläschen teilt, steht senkrecht auf dieser Längsaxe. Auf Längsschnitten erscheint die Ausstülpung herzförmig, mit der Spitze der Hirndecke zu gerichtet, mit der Basis dem Ektoderm anliegend. Der distale und der basale Teil der Epiphysis liegen also wenigstens auf diesem Stadium nicht übereinander, sondern nebeneinander, der distale vorn, der basale hinten.

Bei 4 mm langen Embryonen sind die beiden Bläschen deutlicher voneinander unterschieden. Die mittlere Einschnürung hat sich stärker entwickelt und ist zu einer vertikalen Scheidewand geworden, die aus zwei aneinanderliegenden Lamellen besteht. Gleichzeitig verlängert sich die ventrale Wand der Augenblase, welche sich früher direkt in die Gehirnwand fortsetzte, nach hinten, erreicht die vertikale Scheidewand und schnürt so das distale Bläschen sowohl von der Epiphysis als vom Gehirn vollständig ab (Fig. 10). Die gegenseitige Lage der beiden Bläschen bleibt dieselbe wie auf dem vorhergehenden Stadium, das Auge ist vorn, die Epiphysis hinten; diese letztere allein kommuniziert noch mit der Gehirnhöhle.

Auf diesem Stadium ragen die beiden Bläschen auf der Rückseite der Kopfregion noch stärker hervor. Sie liegen dicht unter dem Ektoderm, das sie leicht emporheben. Das Parietalauge hat sich etwas birnförmig verlängert. Es ist voluminöser als die Epiphysis und überdies weiter entwickelt als diese letztere, denn seine dorsale Wandung fängt an, sich zu einer Linse zu gestalten, welche in ihrer Mitte angeschwollen, an ihrer Peripherie, da, wo sie sich an die Retina anheftet, verdünnt ist. Sie ragt deshalb schon in die Augenhöhle vor (Fig. 10*l*). Die Zellen der Linse haben die Charaktere der Medullazellen beibehalten, fangen indessen an faserförmig zu werden. Ihre Kerne liegen im verdickten Teile der Linse dicht gedrängt, an der Peripherie aber sind sie spärlicher und sind auf die äußeren Partien der Linse beschränkt.

Die ventrale Wand der Augenblase, diejenige, welche zur Retina wird, zeigt auf diesem Stadium nicht so bestimmte Charaktere wie die Linse. Histologisch unterscheidet sie sich nicht von der Retina der 3 mm langen Embryonen; sie ist nur ausgedehnter als bei diesen letzteren. Sie besteht aus den gleichen Medullazellen mit mehr oder weniger kugligen Kernen, von denen jeder ein oder mehrere Kernkörperchen besitzt. Die hyaline Substanz bildet an der ganzen Oberfläche der Augenhöhle eine in diese vorspringende Zähnelung, welche auf Längsschnitten leicht zu beobachten ist. Am hinteren Rande des Auges, der vertikalen Scheidewand entlang, welche dieses Organ vom Basalteile der Epiphysis trennt, ist die hyaline Substanz am dicksten und ragt weiter in die Augenhöhle vor.

Auf einem weiteren Entwickelungsstadium von 6 mm Länge sind die Epiphysis und das unpaare Auge vollständig voneinander getrennt. Die mittlere vertikale Scheidewand hat sich mit der

ventralen Wand der primitiven Ausstülpung verlötet. Aber die beiden Blasen bleiben noch teilweise in Berührung miteinander, indem der hintere Rand des Auges sich an die Vorderwand der Zirbeldrüse anlegt (Fig. 11 und 12).

Die gegenseitige Lage der beiden Organe ist nicht mehr dieselbe wie auf dem vorhergehenden Stadium. Das Auge bleibt vorn, aber es kommt dorsalwärts von der Epiphysis zu liegen. Das Auge allein bleibt mit dem Ektoderm in Berührung. Seine Gestalt ist etwas verändert, sie ist eiförmig. Der stumpfe Pol grenzt an das Ektoderm an, der spitze ist gegen das Gehirn zu gerichtet. Die Längsaxe des Auges ist also nicht mehr horizontal wie früher, sondern vertikal. Die Retina erscheint auf diesem Stadium schon stark gewölbt. Diese Veränderung in der Gestalt der Augenblase hat eine Abnahme der Ausdehnung der Linse zur Folge. Diese ist klein, wenig von der Retina unterschieden und in ihrer Mitte nicht angeschwollen. Ihre Zellen sind mehr spindelförmig als in der Retina, sie liegen vertikal und dicht gegeneinander gedrängt.

Die Retina ist dickwandig, sie hat die Gestalt eines wenig aufgetriebenen Bechers, dessen verengte Öffnung durch die Linse verschlossen ist. Ihr hinterer Rand ruht auf der Epiphysis. Die Kerne der Retinaelemente sind kugliger als die der Linse. Die Zellen selbst sind weniger faserförmig als die Zellen der Linse. Die Kerne sind besonders zahlreich unter der äußeren Fläche und in der mittleren Region der Retina (Fig. 13 *r*). Sie bilden eine Art unregelmäßig strahlenförmiger Streifen, welche die Retinawand durchsetzen. — Die zentrale Höhle des Auges ist ziemlich geräumig; die hyaline Substanz setzt sich in sie hinein fort und erfüllt sie teilweise, besonders in der Gegend, wo die Konkavität der Retina am größten ist.

Die Epiphysis hat mit der Entwickelung des Parietalauges gleichen Schritt gehalten. Sie hat sich vertikal in die Länge gestreckt und die Gestalt eines Kegels gewonnen, dessen Basis teilweise auf der Augenblase ruht, dessen Spitze aber sich an das Gehirn anlehnt. Die zentrale Höhle hat sich ein wenig verengt und steht nicht mehr mit der Hirnhöhle in Verbindung.

Auf einem weiteren Stadium (Embryo von 10 mm Länge) ist das Auge immer noch eiförmig, mit der Längsaxe senkrecht gestellt, es ist aber breiter geworden. Die Linse hat sich besser von der Retina differenziert; sie ist in ihrer Mitte angeschwollen und springt hier in die Augenhöhle vor. Sie ist im Vergleich zur Ausdehnung der Retina noch klein, ihre Elemente sind noch mehr

faserförmig verlängert (Fig. 14 *l*). Die Retina nimmt ungefähr $^4/_5$ der Oberfläche der Augenblase ein. Sie ist immer noch stark gewölbt und die konvexe Seite ist gegen das Gehirn zu gerichtet. Auf der höchsten Stelle der Wölbung ist ihre Wand am dicksten. Ihre Elemente besitzen einen mehr oder weniger kugligen, bisweilen spindelförmigen Kern, der zahlreiche Körnchen und ein oder mehrere Kernkörperchen enthält, wie auf den vorhergehenden Stadien. Die Augenhöhle hat an Ausdehnung gewonnen, ist aber niedriger geworden. Sie ist umgrenzt von der verschieden dicken hyalinen Substanz.

Auf dem letzten Stadium von Lacerta, welches ich nun noch beschreiben will (Länge des Embryo 28 mm) hat sich der Kopf gestreckt, und die mittlere Gehirnblase liegt in seinem hinteren Teile, nicht mehr an seinem Scheitel. Die Kiemenspalten sind nicht mehr sichtbar. Die Haut ist mit kleinen Schuppen bedeckt. Der Körper hat sich beträchtlich verlängert, und der vorher eingerollte Schwanz hat sich aufgerollt. Der Kopf hat sich verbreitert, ist aber noch nicht von Hautplatten bedeckt. Die in der Kopfregion aufgetretenen Modifikationen haben eine Veränderung der relativen Lage des Parietalauges herbeigeführt. Da das Vorderhirn sich beträchtlich entwickelt hat und da das Mittelhirn gegen die Occipitalgegend verschoben ist, so nimmt jetzt das Zwischenhirn die Lage ein, welche das Mittelhirn auf den früheren Stadien innehatte, und das Auge erscheint infolgedessen nach hinten verlagert.

Das unpaare Auge liegt also auf diesem Stadium auf dem Scheitel der Kopfregion; es ist umfangreicher, zugleich aber relativ niedriger geworden. Sein Längsdurchmesser liegt jetzt wieder parallel der Rückenfläche des Kopfes. Die Wölbung der Retina ist weniger stark als vorher, und die dem Gehirn zugewandte Konvexität hat sich so ziemlich verstrichen. Die Linse hingegen ist umfangreicher und nimmt fast die ganze Rückenfläche des Parietalauges ein. Sie ist in der Mitte angeschwollen und ihre innere Oberfläche ragt in die Augenhöhle vor, welche sie zum Teil ausfüllt. Ihre äußere Oberfläche ist leicht konkav und vom Ektoderm durch eine Mesodermschicht getrennt.

Die Linse setzt sich auf diesem Stadium wie auf den vorhergehenden direkt in die Retina fort. Es läßt sich keine Grenzlinie zwischen beiden beobachten, nur ist die Stelle, wo die Linse sich mit der Retina verbindet, durch eine leichte Einschnürung angedeutet, welche vornehmlich an der Innenfläche sichtbar ist. Die

Zellen der Linse sind noch mehr faserförmig als bei den jüngeren Embryonen (Fig. 15 *l*). Die Kerne sind senkrecht auf den Äquator der Augenblase angeordnet, doch verlaufen sie nicht alle in einer Richtung. Auf Längsschnitten z. B. scheinen sie auf zwei Gruppen verteilt zu sein. Die Zellen einer jeden dieser beiden Gruppen haben dieselbe Richtung. Die beiden Richtungen der beiden Gruppen sind symmetrisch mit Rücksicht auf eine Axe, welche durch das Zentrum der Linse gehen würde, und wenn man sie nach außen verlängert denkt, so würden sie sich mit der verlängerten Linsenaxe schneiden. Die Kerne der Zellen des verdickten Teils der Linse liegen nicht schief, sondern senkrecht, parallel zur kurzen Axe der Linse.

Die Retina ist nicht überall gleich dick — sie ist dicker an ihrem hinteren und unteren Rande, der noch mit dem Basalteile der Epiphysis in Verbindung steht (Fig. 16 *r*). Es ist noch fast kein Pigment in der Retina abgelagert, jedenfalls weniger als bei den Embryonen von Anguis fragilis vom Stadium A. Die Zellen der Retina zeigen kuglige oder elliptische Kerne, deren Umrisse nicht sehr regelmäßig sind und die noch immer die Kernkörperchen und den körnigen Inhalt besitzen. Sie sind zahlreich, nicht zu deutlichen Schichten, sondern eher zu strahlenförmig verlaufenden Reihen angeordnet. Man beobachtet indessen der äußeren Fläche der Retina entlang eine Lage von Kernen, welche sich von den übrigen Kerngruppen ziemlich deutlich abgrenzt und welche jener Schicht entspricht, die ich bei den Stadien A und B von Anguis beschrieben habe. Die hyaline Substanz tapeziert und füllt die Höhle der Augenblase teilweise aus.

Die Epiphysis hat dieselbe Gestalt wie auf dem vorhergehenden Stadium, aber sie hat sich verlängert und verbreitert (Fig. 17 *ep*). Sie entspringt aus dem Zwischenhirn, welches zwischen der vorderen und der mittleren Gehirnblase eingekeilt ist. An der Stelle, wo sie sich mit dem Gehirn verbindet, ist die Wand des letzteren verdickt und die Schicht weißer Marksubstanz mächtig entwickelt. Die Epiphysis richtet sich schief nach vorn und oben, um am unteren und hinteren Augenrande zu endigen. Sie zeigt dieselbe histologische Struktur wie bei den jüngeren Embryonen. Ich habe umsonst auf diesem Stadium nach einem rudimentären Augennerven gesucht, wie er bei den Embryonen von Anguis vom Stadium A vorkommt. Freilich ist das Auge bei Lacertaembryonen von 28 mm absolut weniger umfangreich und weniger entwickelt als bei einem ungefähr gleich langen Anguisembryo. Es ist also

möglich, daß dieser rudimentäre Nerv später auftritt. Leider habe ich diese Frage nicht entscheiden können, da ich mir keine älteren Embryonen verschaffen konnte. Bei der erwachsenen Lacerta liegt das Parietalauge in der dorsalen Medianlinie des Kopfes nahe der Occipitalregion. Man erkennt es leicht an dem Vorhandensein eines weißlichen Fleckes auf der Hautplatte dieser Region. Es liegt im Foramen parietale eingebettet und ist ziemlich schwer zu isolieren. Es liegt der Dura mater an und ragt über sie hervor. Im wesentlichen zeigt es dieselben Charaktere wie das unpaare Auge der erwachsenen Anguis und unterscheidet sich von diesem nur durch die geringere Entwickelung der Pigmentablagerung. Die Linse setzt sich wie auf dem vorhergehenden Stadium kontinuierlich in die Retina fort. Auf der inneren Fläche der Augenblase ist die Verbindungsstelle dieser beiden Membranen durch eine ziemlich tiefe Einschnürung angedeutet. Die ausgesprochen faserförmigen Zellen der Linse besitzen immer noch einen körnigen, spindelförmigen Kern.

Die Retina ist beim erwachsenen Tiere relativ weniger dick als beim Embryo. Die innere Oberfläche wird von einer Pigmentschicht austapeziert, die weniger stark entwickelt ist als bei Anguis. Die Retinaelemente scheinen spärlicher zu sein als bei den Embryonen. Wegen der Ablagerung von Pigmentkörnchen läßt sich ihre Struktur nur auf sehr dünnen Schnitten erkennen. Die meisten Kerne haben ihr körniges Aussehen und ihren Kern eingebüßt und das Aussehen von in der Retinamembran zerstreuten Körperchen angenommen. Sie sind nicht zu Schichten angeordnet, sondern finden sich in der Mitte sowohl, als an der inneren und äußeren Oberfläche der Retina.

Die Epiphysis liegt bei der erwachsenen Lacerta agilis hinter dem Parietalauge der Occipitalregion mehr genähert. Sie lehnt sich an die Hirnwand an und entsendet einen kleinen Strang in der Richtung gegen das Auge zu. Der Verlauf dieses Stranges ist sehr schwer zu verfolgen, derselbe scheint an der Augenblase selbst zu endigen. Er ist sehr zart und enthält Zellen, welche mit denen der embryonalen Zirbeldrüse übereinstimmen. Die zentrale Höhle des Auges ist teilweise von einer hyalinen Substanz erfüllt, die vom Protoplasma der Zellen der Retina und der Linse herrührt und, ähnlich wie bei Anguis, strahlenförmig angeordnete, stäbchenähnliche Gebilde zeigt, die jedoch weniger deutlich sind als bei Anguis.

III.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen.

Nach den vorstehenden Beobachtungen steht es ganz außer allem Zweifel, daß das Parietalauge eine einfache Differenzierung der Zirbeldrüse darstellt. Wie wir gesehen haben, teilt sich das Divertikel, welches der primitiven Epiphysis entspricht, bei Lacerta agilis frühzeitig in eine vordere und eine hintere Blase. Diese beiden Blasen, deren vordere das zukünftige Auge, die hintere die eigentliche Zirbeldrüse darstellt, liegen nebeneinander. Im weiteren Verlaufe der Embryonalentwickelung entfernt sich das Auge immer mehr vom Gehirn und kommt auf die Rückseite der Epiphysis zu liegen. In dem Maße, als sich der Embryo dem erwachsenen Zustande nähert, entfernt sich die Zirbel infolge des Wachstums verschiedener Gehirnregionen vom unpaaren Auge, bleibt aber mit ihm durch einen zelligen Strang in Verbindung. Bei Lacerta scheint sich dieser Strang beim erwachsenen Tiere zu erhalten, bei Anguis aber atrophiert er und endigt in kurzer Entfernung vom Auge.

Sehr auffallend bei der Ontogenie des unpaaren Auges ist seine frühzeitige Entwickelung mit Hinsicht auf die Epiphysis. Wie man z. B. aus Fig. 10 ersehen kann, lassen sich die Eigentümlichkeiten des Auges schon deutlich erkennen, wenn die Zirbeldrüse noch ganz unentwickelt ist. Die Differenzierung der Wandungen der Augenblase in Linse und Retina erfolgt ferner bald nach dem ersten Auftreten des Auges, und die Veränderungen, welche diese beiden Membranen im weiteren Verlaufe der Entwickelung erleiden, sind relativ unbedeutend. Bei 4 mm langen Embryonen (Fig. 10 *l*) sind die Zellkerne der Linse schon verlängert, spindelförmig und stehen mehr oder weniger senkrecht auf der Längsaxe der Linse. Diese Eigenschaften behalten sie auch später bei, nur daß sie noch mehr faserförmig werden, wenn sich der Embryo dem erwachsenen Zustande nähert. Die meisten von ihnen behalten während der ganzen Entwickelung ihren körnigen Inhalt und ihre Kernkörperchen bei. Die Retinazellen sind anfänglich identisch mit den Zellen der Gehirnwandungen und weichen auch später nur wenig von ihnen ab, jedenfalls viel weniger als die Zellen der Linse. Bei den einen bleiben die Kerne kuglig, bei anderen werden sie elliptisch. Die Schichten, zu denen sie angeordnet sind, sind nicht sehr regelmäßig; auf gewissen Stadien

kann man deren bis vier zählen (Fig. 6 *r*). Von diesen ist die an der äußeren Oberfläche der Retina liegende am deutlichsten abgegrenzt (Fig. 1, 4, 6, 15, *c*, *e*, *r*). Sogar auf dem Stadium B von Anguis, auf welchem das Parietalauge schon eine ziemlich dicke Pigmentschicht besitzt, haben sich die Eigenschaften der Retinaelemente nicht verändert. Ihre Kerne besitzen immer noch den körnigen Inhalt nebst den Kernkörperchen und haben eine kuglige oder elliptische Gestalt. Beim erwachsenen Tiere sind die Zellen weniger deutlich abgegrenzt und scheinen zum Teil ihre histologische Individualität eingebüßt zu haben. Ihre Kerne sind nicht mehr so körnig, ihre Kernkörperchen verschwunden. Die Kerne nehmen das Aussehen unregelmäßig gestalteter Körperchen an, die in der Retina zu unregelmäßigen Schichten angeordnet liegen.

Wenn wir diese Resultate mit der Beschreibung vergleichen, welche W. B. Spencer vom Parietalauge der Hatteria punctata gegeben hat, so fallen uns beträchtliche Abweichungen auf, besonders was die histologische Struktur der Retina anbetrifft. Spencer findet in dieser Membran eine gewisse Anzahl von Schichten, nämlich eine innere Schicht von Stäbchen, die von einer reichlichen Pigmentablagerung umhüllt sind; eine zwei- oder dreifache Schicht von Kernen, welche einerseits mit den Stäbchen, anderseits mit den äußeren Schichten und mit den Fasern des Augennerven in Verbindung stehen; eine sich sehr wenig färbende Schicht, in welcher zahlreiche kleine Pigmentkörnchen zerstreut liegen: die Molekularschicht; endlich zu äußerst Reihen von kugligen oder konischen, kernhaltigen oder kernlosen Zellen.

Bei der erwachsenen Anguis und Lacerta ist die histologische Struktur, wie wir gesehen haben, viel einfacher. Auch beim embryonalen Parietalauge dieser Saurier, welches doch in mancher Beziehung höher differenziert ist als das erwachsene, habe ich nie eine so komplizierte Anordnung zu Schichten gesehen. Ich habe gezeigt, daß die Wandungen der Augenblase bei jungen Entwickelungsstadien von Lacerta aus denselben Zellen wie die Wandungen des Medullarrohres bestehen. Während aber die Zellen der Linse bald faserförmig werden, behalten diejenigen der Retina bis zum erwachsenen Zustande mehr ihre ursprünglichen Charaktere bei. An der Innenfläche der Retina sind die Zellen undeutlich wegen der Pigmentablagerungen, die zu strahligen Zügen angeordnet sind. Aber diese letzteren sind länger und breiter als die stäbchenartigen Bildungen, die von der hyalinen Substanz gebildet werden. —

Die Kerne der Retinazellen sind beim erwachsenen Tiere nicht so deutlich zu bestimmten Schichten angeordnet wie beim Embryo (Fig. 6 *r*); sie sind besonders zahlreich im Zentrum der Retina, da wo die Pigmentablagerung am reichlichsten ist. Nur die unter der äußeren Oberfläche der Retina liegende Schicht von Kernen ist auf allen Entwickelungsstadien deutlich abgegrenzt, ihre Kerne sind im allgemeinen länglich und mehr oder weniger schief gelagert. Da diese Schicht von Kernen von den darunter liegenden Schichten etwas getrennt ist, so tritt das körnige Protoplasma der Retinazellen an dieser Stelle besser hervor und repräsentiert die molekulare Schicht von de Graaf und Spencer. Alles in allem beweisen die histologischen Charaktere des Parietalauges von Anguis und Lacerta, die beträchtliche Ablagerung von Pigment, das Fehlen eines Augennerven zur Genüge die rückschreitende Entwickelung dieses Organs und den Verlust seiner ursprünglichen funktionellen Thätigkeit. Anderseits zeigt die im Vergleich mit der Epiphysis frühzeitige Differenzierung der Augenblase, daß dieses Organ früher bei den Reptilien eine wichtige Rolle gespielt haben muß. Wenn es nun aber auch schon recht frühzeitig in der Entwickelung eine gewisse Differenzierung zeigt, so bleibt es dagegen stationär und erleidet, abgesehen von einer geringen Vergrößerung seines Umfanges und abgesehen vom Auftreten des Pigmentes, nur sehr unbedeutende Veränderungen. Zeigen diese Thatsachen nicht, daß das Parietalauge, wenigstens bei Anguis und Lacerta, als ein rudimentäres Organ betrachtet werden muß? Es erscheint also die Ansicht Spencer's, welcher, gestützt auf paläontologische und anatomische Thatsachen, das Parietalauge als ein vortertiäres Organ betrachtet, auch durch die Entwickelungsgeschichte bestätigt.

Spencer versichert, daß der Zellstrang, welcher die Augenblase mit der Epiphysis verbindet, Elemente enthält, welche große Ähnlichkeit mit denen der embryonalen Nerven der paarigen Augen haben. Sie sind im Begriffe, sich in die Länge zu strecken und in Fasern zu verwandeln. Spencer fügt hinzu, daß der Nerv des Parietalauges sehr wahrscheinlich nichts anderes ist als der umgewandelte, ursprünglich hohle Zellstrang, welcher den distalen Teil der Epiphysis mit dem basalen verbindet.

Ich bin beim Studium der Entwickelungsgeschichte des Parietalauges von Anguis zu etwas abweichenden Ergebnissen gelangt und ich zweifle daran, daß der Nerv einfach durch Differenzierung der Zellen des Epiphysisstranges in Fasern entsteht. Auf dem

Stadium B z. B. reicht dieser Fortsatz bis zur Augenblase, indem er immer dünner wird. Sein proximaler Teil ist noch hohl, aber sein Lumen ist von der hyalinen Substanz erfüllt, während der distale Teil keinen zentralen Kanal mehr besitzt. Auf Quer- und Längsschnitten läßt sich konstatieren, daß die Kerne des Fortsatzes ihren ursprünglichen Charakter beibehalten haben. Sie sind kuglig oder mehr oder weniger elliptisch, besitzen einen körnigen Inhalt und Kernkörperchen. Sie sind in nichts verschieden von denjenigen, welche in den Wandungen der eigentlichen Epiphysis vorkommen. Außerdem endigt der Epiphysisstrang bei den Embryonen von Anguis nicht am zentralen Teile der Retina, sondern an deren hinterem oder Occipital-Rande, welches eine ganz ungünstige Lage gewesen wäre, wenn er je als Nervus opticus funktioniert hätte (Fig. 5 *p. ep*). Wenn der Nerv des Parietalauges wirklich der Epiphysisfortsatz ist, so müßten wir während seiner ontogenetischen Entwickelung noch Spuren seiner ursprünglichen Funktion, wir müßten histologische Differenzierungen bei ihm antreffen, welche irgend eine Beziehung zur ursprünglichen Funktion haben. Das ist aber, wenigstens bei Anguis, nicht der Fall.

Gewisse beim Stadium A beobachtete Thatsachen sprechen ferner noch zu Gunsten meiner Ansicht. Bei der Beschreibung dieses Stadiums habe ich auf einen Strang aufmerksam gemacht, der vom vordern und obern Rande der Epiphysis abgeht und nach kurzem Verlaufe in die untere Seite der Retina eintritt. Wie Fig. 4 zeigt, entspringt dieser Strang nicht an der Spitze der Zirbeldrüse, welche direkt dem Occipitalrande der Augenblase anliegt. Er entfernt sich von der Zirbeldrüse und richtet sich schief nach vorn und oben, um in die Retina einzudringen. Die Beziehungen dieses Stranges zum Parietalauge lassen vermuten, daß er den rudimentären Opticus desselben darstellt. Da das Parietalauge bei Anguis einer rückschreitenden Entwickelung verfallen ist, so tritt sein Nerv nur auf gewissen Entwickelungsstadien vorübergehend auf, um nachher zu verschwinden. Auf dem Stadium B, das freilich ziemlich viel älter ist als das Stadium A, ist er nicht mehr vorhanden. Der Ursprung dieses rudimentären Augennerven ist wegen seiner großen Zartheit sehr schwer zu verfolgen. Auf Längsschnitten habe ich seinen Verlauf dem vordern Rande der Epiphysis entlang eine Strecke weit verfolgen können; er wird dünn, legt sich an die Wand der Epiphysis an, und dann verliert man ihn aus den Augen. Ich glaube, daß der Strang nicht aus

der Zirbeldrüse selbst, sondern aus einer kleinen Ansammlung von weißer Fasersubstanz entspringt, welche an ihrer Basis liegt, da wo sie sich an das Gehirn ansetzt.

Wie wir gesehen haben, teilt sich die primäre Zirbelausstülpung gleich nach ihrem Entstehen in zwei sekundäre Blasen (Fig. 9). Ich habe durch Untersuchung noch jüngerer Stadien festzustellen versucht, auf welchem Embryonalstadium diese Ausstülpung zuerst auftritt. Zum ersten Male habe ich sie bei 2 mm langen Embryonen angetroffen. Sie erscheint hier als eine ganz kleine Knospe der vordern Gehirnblase, liegt in der dorsalen Medianlinie der Kopfregion im Vergleich zu den spätern Stadien ziemlich weit vorn. Die Knospe beginnt sich auszuhöhlen; sie ist einfach, ragt über das Gehirn hervor und grenzt beinahe an die Ektodermschicht an. Es ist interessant, die Zeit des ersten Auftretens der Zirbelausstülpung zu vergleichen mit der Zeit des ersten Auftretens der primitiven Augenblasen bei den paarigen Augen. Bei Lacerta zeigen sich die Anlagen dieser letztern schon vor dem vollständigen Verschluß des Medullarrohres der Kopfregion, was bei der Epiphysis nicht der Fall ist. Zur Zeit, wo die Zirbelausstülpung sich zu bilden beginnt, sind die paarigen Augen schon ziemlich weit entwickelt; die primären Augenblasen haben sich in die sekundären umgewandelt, und die Linse hat sich schon vom Ektoderm abgeschnürt. Sie ist ziemlich groß, erfüllt fast die ganze Augenblase und besitzt eine deutliche zentrale Höhle. Zur Zeit, wo die Zirbelausstülpung sich in zwei sekundäre Blasen teilt und wo sich das unpaare Auge bildet, was bei 3 mm langen Embryonen geschieht, sind die paarigen Augen schon ziemlich hoch differenziert. Nach diesen Thatsachen würde es scheinen, daß diese letztern ursprünglichere, phylogenetisch ältere Sinnesorgane darstellen als das Parietalauge; denn erstens entwickeln sie sich früher in der Ontogenie, und zweitens ist ihre Entwickelung — von einigen unbedeutenden Abweichungen abgesehen — bei allen cranioten Wirbeltieren dieselbe. Diese Thatsachen zeigen, daß die paarigen Augen mit ihren wichtigsten Bestandteilen in der phylogenetischen Entwickelung der Wirbeltiere sehr frühzeitig zur Ausbildung gelangten.

Welches ist die Bedeutung des Parietalauges in der Ökonomie der Wirbeltiere? Kommt dasselbe ursprünglich allen Wirbeltieren zu, oder ist es nur das Resultat einer sekundären Anpassung der Epiphysis an Sehfunktionen, einer Anpassung, die sich nur bei gewissen Abteilungen der Wirbeltiere vollzogen hat? Dieses letztere scheint mir nach den Thatsachen der Ontogenie das Wahrscheinlichere zu sein.

Überall bei den Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren findet sich die Epiphysis als ein Diverticulum des Zwischenhirns. Dieses Diverticulum kann einfach bleiben, gewöhnlich aber schwillt sein distales Ende an und in gewissen Fällen setzt es sich mit der Schädelwand in Verbindung und dringt in sie ein. Eine ähnliche Anordnung finden wir z. B. bei Acanthias. Aber die Thatsache allein, daß das distale Ende der Epiphysis sich mehr oder weniger erweitert, genügt nicht, um zu beweisen, daß diese ein degeneriertes Sinnesorgan darstellt. Wenn der distale Teil wirklich früher einmal Sehfunktionen erfüllt hat, so müßten wir während der Ontogenie irgendwelche Eigentümlichkeiten auffinden, welche an diese verlorene Funktion erinnerten. Die bis jetzt bekannten Thatsachen scheinen aber eher gegen als für eine solche Funktion zu sprechen. Die Untersuchung der Zirbeldrüse bei den Elasmobranchiern, die eine ursprünglichere Gruppe sind als die Saurier, liefert sehr wichtige Fingerzeige. Bei Acanthias tritt sie als eine Ausstülpung auf, welche sich ziemlich verlängert und an ihrem distalen Ende, welches sich in die knorpelige Schädelwand einlagert, etwas anschwillt. Bei dieser Form ist die Zirbel aber wohl entwickelt und zeigt ganz ähnliche Beziehungen zum Schädel wie das Parietalauge der Saurier. Dessenungeachtet zeigt die Epiphysis während ihrer embryonalen Entwickelung durchaus nichts, was an das Parietalauge von Anguis und Lacerta erinnern würde. Vorerst sondern sich bei Acanthias der distale und der basale Teil der Epiphysis so, daß beide Teile übereinander liegen, während sie bei den erwähnten Reptilien wenigstens anfangs nebeneinander liegen. Bei Acanthias liegt die distale Anschwellung in der Verlängerung der Zirbeldrüse (Fig. 19), mit deren Höhle sie in weiter Kommunikation steht. Die histologische Struktur beider Teile ist die nämliche; die dorsale und ventrale Wand der Anschwellung zeigen keine Andeutung einer Differenzierung in Linse und Retina, und es zeigt sich nirgends eine Pigmentablagerung. Bei Anguis und Lacerta, deren Parietalauge schon stark degeneriert ist (da es ja im erwachsenen Zustand vollständig von der Epiphysis getrennt sein kann) bildet der distale Teil mit der Zirbel einen stumpfen Winkel; er trennt sich sehr frühzeitig von ihr durch eine vertikale Scheidewand, und die beiden Höhlen kommunizieren dann nicht mehr miteinander. Die dorsale und ventrale Wand der distalen Blase differenzieren sich frühzeitig in Linse und Retina, und es findet eine reichliche Pigmentablagerung statt. Bei Acanthias wären also alle Augencharaktere am distalen Teile der

Epiphysis verschwunden. Wenn dieser aber, wie bei Anguis und Lacerta, als Sehorgan funktioniert hat, so ist schwer zu begreifen, daß er sogar im erwachsenen Zustande wohl entwickelt ist, aber nicht mehr die leiseste Andeutung der früheren Funktion erkennen läßt. Warum ist dann das Organ nicht vollständig atrophiert, warum ist im Gegenteil der distale Teil im Vergleich zum basalen relativ noch so umfangreich?

Bei den Cyclostomen, wo das unpaare Auge auch vorhanden sein müßte, ist dasselbe bis jetzt noch nicht aufgefunden worden. Nach Ahlborn besteht die Zirbeldrüse bei Petromyzon aus einem Basal- und einem Distalteil. Letzterer zerfällt selbst wieder in zwei Blasen, die man nicht mit dem Parietalauge der Reptilien vergleichen kann. Soviel wir wissen, gilt dasselbe für die Teleostier, Anuren und Urodelen. Überall zeigt sich die Epiphysis in Gestalt eines Gehirnfortsatzes, der mehr oder weniger entwickelt, am distalen Ende angeschwollen oder nicht angeschwollen ist. Die bis jetzt bekannten anatomischen und ontogenetischen Thatsachen berechtigen aber nicht zu der Annahme, daß die Epiphysis nur ein degeneriertes Sehorgan sei. Obschon der distale Teil sogar bei den erwachsenen Tieren vorkommt, so zeigt er doch in fast allen Wirbeltierklassen während seiner Entwicklung nie eine Struktur, welche in ähnlicher Weise an frühere Sehfunktionen erinnern würde, wie das unpaare Auge der Saurier. Wenn die Zirbeldrüse nur ein degeneriertes Sehorgan ist, das nie andere Funktionen gehabt hat, so scheint mir schwer verständlich, daß es bei den höhern Vertebraten, den Vögeln und Säugetieren, sich noch im erwachsenen Zustande erhält, da es ja doch schon bei den Vorfahren dieser Tiere rudimentär und funktionslos gewesen sein muß. Und bei den urodelen Amphibien, welche, wie die Untersuchungen von Scott und Osborn über „Early Development of the common Newt“ (Quart. Journ. Micr. Sc. Oct. 1879) gezeigt haben, ziemlich primitive Formen sind, ist die Zirbeldrüse vollständig rudimentär.

Die seitherigen Betrachtungen zusammenfassend, kommen wir zu folgenden Schlußfolgerungen. Die Epiphysis ist ein altes, allen eigentlichen Vertebraten zukommendes Organ. Sie stellt eine Ausstülpung der Decke des Zwischenhirns dar, bildet sich aber, bevor dieses sich von der vorderen Gehirnblase gesondert hat. Sein distaler Teil hat sich bei einigen Wirbeltiergruppen durch eine sekundäre Anpassung zu einem Auge umgewandelt; bei den meisten anderen Gruppen ist das nicht der Fall, hat die Epiphysis nie als Sehorgan gedient. Das Parietalauge ist also keine ur-

sprüngliche Bildung; es hat sich ausschließlich bei den Sauriern, den Enaliosauriern und fossilen Amphibien entwickelt. Bei den heutigen Sauriern findet man es im degenerierten Zustande, doch zeigt sein Bau und seine Entwickelung, daß es in früheren geologischen Epochen gut ausgebildet gewesen ist.

Nach dem Gesagten existieren keine nahen Beziehungen zwischen dem Auge der Tunicaten und dem Parietalauge der Vertebraten. In der That zeigt auch eine Vergleichung der Ontogenie dieser zwei Organe wichtige Verschiedenheiten. Das Auge der Tunicaten liegt direkt an der Gehirnwand und stellt eine Verdickung derselben dar. Die Retina, welche sich zuerst bildet, entwickelt sich auf Kosten dieser Verdickung; ihre Zellen nehmen an Größe zu, werden cylindrisch und umhüllen sich an ihrem inneren Ende mit Pigment. Die Linse bildet sich erst später. Das Auge springt in die Gehirnhöhle vor, und seine Linse ist gegen die Bauchseite der Larve zu gerichtet. Bei den Wirbeltieren entwickelt sich das Parietalauge nicht aus einer Verdickung der Gehirnwand, sondern durch Differenzierung eines primären Gehirnblasendivertikels. Es trennt sich bald nach seiner Entstehung vom Gehirn. Die histologische Struktur der Retina unterscheidet sich beträchtlich von derjenigen der Retina der Tunicaten. Die Linse entsteht aus der vorderen Wand der Augenblase und läßt sich schon zu einer Zeit deutlich erkennen, wo die Retina kaum angedeutet ist. Das Auge liegt außerhalb der Gehirnhöhle, und seine Linse ist gegen die Rückseite der Kopfregion zu gerichtet. Wenn nun der distale Teil der Zirbeldrüse, der bei einigen Wirbeltieren sich zu einem Auge umwandelt, dem Auge der Tunicaten nicht homolog ist, kann man dann vielleicht die ganze Epiphysis für dem Tunicatenauge homolog halten? Die Entwickelungsgeschichte der Tunicaten zeigt, daß sie eine sehr stark modifizierte Abteilung sind. van Beneden und Julin sagen in ihren „Recherches sur la Morphologie des Tuniciers“: Die Tunicaten sind, wie die Cephalochordaten und Vertebraten aus segmentierten Enterocöliern hervorgegangen, die eine ähnliche Organisation besessen haben wie die ursprünglichsten Anneliden, die Archianneliden. Die Urochorden und Cephalochorden sind offenbar miteinander näher verwandt als mit den Vertebraten. Aus den Arbeiten der erwähnten Forscher geht hervor, daß die Urochordata weder degenerierte noch ursprüngliche Vertebraten sind, sondern einen besonderen Zweig darstellen, der mit dem der Vertebraten einen gemeinsamen Ursprung hat. Die Verwandtschaft zwischen beiden ist also eine sehr entfernte. Unter

solchen Umständen sind die Homologien zwischen den verschiedenen Teilen der Kopfregion beim gegenwärtigen Stande unserer embryologischen Kenntnisse sehr schwer zu ermitteln, und es genügt keineswegs, zu konstatieren, daß sowohl das Auge der Urochordaten als die Epiphysis der Vertebraten an der Rückseite des Medullarrohres entstehen, um ihre Homologie zu beweisen; um so weniger, als ihr Lagerungverhältnis zu der dorsalen Medianlinie der Kopfregion nicht das nämliche — das Auge der Tunicaten erscheint etwas nach rechts gelagert — und ihr Entwickelungsmodus ein verschiedener ist. Bei den Urochordaten bildet sich das Auge aus einer Verdickung der Gehirnwandung, während es bei den Vertebraten als eine Ausstülpung dieser Wandung entsteht. Um die Homologie der beiden Organe zu beweisen, beruft sich Spencer darauf, daß nach de Graaf's Abbildungen die Epiphysis von Bufo cinerea in ihren ersten Entwickelungsstadien große Übereinstimmung mit dem Auge der Urochordaten zeige. Bei dieser Kröte erscheint die Epiphysis zuerst als eine Verdickung der dorsalen Wand des Zwischenhirns, deren Zellen an ihrem inneren Ende mit Pigment bedeckt sind. Dann verschwindet das Pigment, und es bildet sich die Epiphysisausstülpung. Abgesehen davon, daß uns die Zeichnung, welche de Graaf giebt, nicht genügenden Aufschluß über die histologische Entwickelung dieser Verdickung und über die Beziehungen der Zellen zu dem Pigment verschafft, kann man überhaupt aus dieser Beobachtung keinen Schluß auf die Homologie des Auges und der Epiphysis bei den Urochordaten und den Wirbeltieren ziehen. Der Vorgang entfernt sich zu sehr von dem, was von den übrigen Amphibien, ferner von den Fischen, Reptilien und Vögeln bekannt geworden ist, daß man ihm keine zu große Bedeutung beilegen darf.

de Graaf hat gezeigt, daß das Parietalauge enge Beziehungen zu dem Auge der wirbellosen Tiere darbietet. Er hat es mit dem Auge der Mollusken (Cephalopoden, Pteropoden und Heteropoden) verglichen. Wie Spencer bemerkt hat, ist diese Zurückführung nicht gerechtfertigt. Das Parietalauge und das Molluskenauge unterscheiden sich vielfach in ihrem anatomischen Bau und in ihrer Entwickelung. Sehorgane vom Typus des Parietalauges finden sich nicht bei wirbellosen Tieren, und dies ist leicht erklärlich, wenn man bedenkt, daß dieses Auge nur eine sekundäre Differenzierung der Zirbeldrüse ist, welche ausschließlich dem Zentralnervensystem der Wirbeltiere angehört. Die anatomischen und embryologischen Charaktere des Parietalauges finden sich bei keinem der Augentypen

der Mollusken und Arthropoden, deren Entwickelung uns bekannt ist. Zwischen ihm und dem Invertebratenauge existiert höchstens eine Analogie, die darin besteht, daß bei beiden Typen der Opticus an der äußern und nicht an der innern Oberfläche der Retina endigt, wie es bei den paarigen Augen der Wirbeltiere der Fall ist. Damit hört die Übereinstimmung auf, sie ist bloß funktionell, nicht morphologisch. Dasjenige Invertebratenauge, welches in seiner allgemeinen Gestalt noch am meisten an das Parietalauge erinnert, ist dasjenige einiger Anneliden (Fig. 20). Bei Serpula z. B. kommen in der Kopfregion zwei stark pigmentierte Augen vor. Sie haben die Gestalt kleiner Blasen, deren vordere pigmentlose Wand die Linse, die hintere aber die Retina darstellt. Die Pigmentablagerung ist sehr reichlich und verbirgt die histologische Struktur der Retina; indes läßt sich an ihrer Außenseite eine Zellschicht unterscheiden. Die zentrale Höhle des Auges ist von einem hyalinen Gewebe ausgefüllt, in welchem sich strahlige Falten erkennen lassen. An die äußere Fläche der Retina treten Nervenfasern hinan. Soviel wir wissen, ist dieses Auge ektodermalen Ursprungs. Ich behaupte keineswegs, daß es dem Parietalauge der Vertebraten homolog sei, aber es zeigt unter allen Invertebratenaugen die größte Ähnlichkeit mit ihm.

Zum Schluß noch einige Worte über die Beziehungen des Parietalauges zu den paarigen Augen der Wirbeltiere. Beide entstehen zu allererst als Ausstülpungen der vordern Gehirnblase. Dabei dürfen wir aber nicht vergessen, daß das Parietalauge erst durch eine sekundäre Differenzierung der Epiphysisausstülpung, aus einer Sonderung derselben in zwei Blasen, eine Augenblase und eine Zirbelblase, hervorgeht, während bei den paarigen Augen die vordere Wand der primären Augenblase sich einstülpt. Bei beiden wird die Retina auf Kosten der Wand des Medullarrohrs selbst gebildet; bei den paarigen Augen aber wird die vordere Wand der primären Augenblase zur Retina der sekundären Augenblase, während sie beim Parietalauge zur Linse wird. Zudem hat die Linse bei beiden Augenformen einen durchaus verschiedenen Ursprung. Ich habe schon hervorgehoben, daß die Zirbelausstülpung in der Entwickelung später auftritt als die paarigen Augen, wie eine Vergleichung der Figuren 18 und 21, die von dem nämlichen Embryo genommen sind, zeigt. Wenn man die Entwickelung der paarigen Augenblasen und des Parietalauges in der Reihe der Wirbeltiere vergleichend betrachtet, so gelangt man zu dem Schlusse, daß die paarigen Augen älter sind als das Parietalauge.

Die paarigen Augen sind die fundamentalen Sehwerkzeuge der Wirbeltiere, während das Parietalauge, wenn es auch einst hoch entwickelt gewesen sein mag, nur ein sekundäres Sehorgan darstellte.

Wir können die Resultate der vorliegenden Untersuchung kurz so zusammenfassen:

1. Das Parietalauge ist infolge einer sekundären Anpassung der Epiphysis entstanden, welche nur bei einzelnen Gruppen von Wirbeltieren eintrat. Es ist ein abgeleitetes, kein primäres Organ.

2. Es ist dem larvalen Auge der Tunicaten nicht homolog und wahrscheinlich entspricht es ebensowenig der Zirbeldrüse der übrigen Vertebraten.

3. Es ist, wie Spencer mit Recht behauptet, ein im Verschwinden begriffenes Organ, welches in frühern, geologischen Epochen viel höher entwickelt gewesen sein muss. Bei Anguis steht es, wenigstens beim erwachsenen Tiere, nicht mehr mit der Epiphysis in Verbindung. Auf embryonalen Entwickelungsstadien aber existiert ein Strang, welcher dem Basalteil der Zirbel entlang verläuft und an der Außenseite der Retina endigt. Dieser Strang ist wahrscheinlich ein rudimentärer Augennerv.

4. Das Parietalauge kann, wenn man die Art seiner Entwickelung in Betracht zieht, nicht mit den Augen der wirbellosen Tiere verglichen werden. Es zeigt durchaus keine morphologische Übereinstimmung mit diesen letztern, mit denen es höchstens eine entfernte Ähnlichkeit in der Art der Verbindung der Augennerven mit der Retina darbietet.

5. Die paarigen Augen der Wirbeltiere sind wahrscheinlich ältere, ursprünglichere Organe als das unpaare Auge.

6. Die Zirbeldrüse ist bei den meisten Wirbeltieren nie zu einem Sehwerkzeug differenziert gewesen; sie hat in der Ökonomie dieser Tiere noch eine andere Rolle spielen müssen und sie läßt sich nicht einfach als ein degeneriertes Auge betrachten.

Tafelerklärung.

(Tafel XXII und XXIII.)

Buchstabenerklärung.

l.	= Linse	*c. m.*	= Mittelhirn
r.	= Retina	*c. i.*	= Zwischenhirn
c. e. r.	= äußere Zellschichten der Retina.	*c. op.*	= Augenhöhle
		pl. i.	= Interparietalplatte
s. h.	= hyaline Substanz	*p. ep.*	= Fortsatz oder Stiel der Epiphysis
o. p.	= Parietalauge		
ep.	= Epiphysis, Zirbeldrüse	*p.*	= Pigment
ec.	= Ectoderm	*p. en.*	= Gehirnwandung
mes.	= Mesoderm	*n. op.*	= rudimentärer Opticus
C. ep.	= Höhle der Epiphysis	*v. op. s.*	= secundäre Augenblase
e. l.	= Zellkerne der Linse	*fe.*	= Außenseite
e. r.	= Zellkerne der Retina	*fi.*	= Innenseite.
c. a.	= Vorderhirn		

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—8, Anguis fragilis.

Fig. 1. Querschnitt durch das Parietalauge vom Stadium A.
Fig. 2. Längsschnitt durch die Linse des Parietalauges vom Stadium A.
Fig. 3. Retina desselben. Stadium A. Längsschnitt.
Fig. 4. Längsschnitt durch das Parietalauge vom Stadium A.
Fig. 5. Längsschnitt durch das Parietalauge und die Epiphysis, Stadium B. Diese bei schwacher Vergrößerung gezeichnete Figur soll ein übersichtliches Bild geben und die Lage des Auges in der Kopfregion erläutern.
Fig. 6. Parietalauge vom Stadium B. Querschnitt.
Fig. 7. Parietalauge des erwachsenen Thieres, Querschnitt.
Fig. 8. Weiterer Schnitt durch das Parietalauge des erwachsenen Tieres, zeigt eine Anordnung des Pigmentes, die sich bisweilen

beobachten läßt. Das Pigment ist im Zentrum der Retina sehr reichlich, springt in die Augenhöhle vor und reicht bis an die Linse hinan.

Fig. 9—18, Lacerta agilis.

Fig. 9. Augenblase und Epiphysisblase eines 3 mm langen Embryo. Längsschnitt. Beide Blasen kommunizieren miteinander und auch mit der Gehirnhöhle.

Fig. 10. Parietalauge und Epiphysis eines 4 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 11. Parietalauge und Epiphysis eines 6 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 12. Idem, ungefähr von demselben Stadium.

Fig. 13. Parietalauge eines 6 mm langen Embryo. Der Schnitt ist der Rückenfläche des Kopfes parallel geführt worden.

Fig. 14. Parietalauge eines 10 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 15. Parietalauge eines 28 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 16. Idem. Der Schnitt ist der Rückseite parallel geführt, um die Beziehungen des Auges zur Epiphysis zu zeigen.

Fig. 17. Epiphysis eines 28 mm langen Embryo. Längsschnitt.

Fig. 18. Ausstülpung, welche die erste Anlage der primären Zirbeldrüse darstellt. Die Ausstülpung ist einfach. Dorsoventraler Längsschnitt durch die Kopfregion eines ungefähr 2 mm langen Embryo.

Fig. 19. Distaler Teil der Epiphysis eines 23 mm langen Embryo von Acanthias. Längsschnitt.

Fig. 20. Längsschnitt durch das Auge einer Serpula.

Fig. 21. Paariges Auge eines ungefähr 2 mm langen Embryo von Lacerta agilis. Dorsoventraler Längsschnitt. Die Augenblase ist durch die Linse eingestülpt worden. Letztere hat sich vollständig vom Ektoderm losgetrennt, besitzt aber noch ihre centrale Höhle. Ihre allgemeine Gestalt erinnert auf diesem Stadium sehr an die des embryonalen Parietalauges.

Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien.

Von

Dr. Fritz Schanz.

(Hierzu Tafel XXIV.)

In dem Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München vom 11. Januar 1887 berichtet Prof. C. Kupffer im Anschluß an einige Arbeiten, die ich später erwähnen werde, über Arbeiten aus seinem Laboratorium, welche beweisen, daß bei einer Anzahl von Amphibien der Blastoporus als Anus bestehen bleibt, während bei einer anderen Anzahl sich derselbe in den Canalis neurentericus umwandelt, und der Anus als sekundäre Bildung neu angelegt wird. Daß bei derselben Gattung sich einzelne Arten hierin verschieden verhalten sollen, läßt schon dagegen Bedenken erheben, aber noch mehr folgende Erwägung: Wenn der Blastoporus als Anus bestehen bleibt, wie geht dann das Wachstum des Embryos vor sich, und müßte dann nicht die Kloake an das Ende des Schwanzes zu liegen kommen?

Meine Untersuchungen über diesen Punkt erstrecken sich auf Triton taeniatus und Rana temporaria. Bei beiden hat Prof. C. Kupffer, bei dem ersten freilich gestützt auf Arbeiten anderer, die Persistenz des Blastoporus behauptet und die Entwicklung eines Canalis neurentericus bestritten; nur findet sich hinter Rana temporaria ein Fragezeichen, mir ist nicht klar geworden, ob er damit meint, daß die Untersuchung noch Zweifel zuläßt, oder ob er im Zweifel ist, ob es wirklich Eier von Rana temporaria und nicht von einer nahe verwandten Art waren.

Die Schwierigkeiten meiner Untersuchung bestanden in der Behandlung, Härtung und Orientierung der Eier in Paraffin. Da

ich nach verschiedenen Versuchen zuletzt eine Methode fand, welche mir gestattete, gut gehärtete, wohl orientierte Eier in beliebiger Dicke zu schneiden, so möchte ich einiges über die Behandlung derselben vorausschicken. Versucht man die jungen Tritoneier aus ihren Eihüllen zu befreien, indem man eine Kuppe derselben abschneidet, so werden die Embryonen wurstartig hervorgepreßt und natürlich verzerrt, oder wenn die Öffnung nicht groß genug ist, um sie ganz durchzulassen, zum Teil durchgetrieben und dann abgeschnürt. Ich habe dies dadurch vermieden, daß ich die Eier in Pikrinessigsäure auf einige Stunden brachte; wenn ich dann von den stark gequollenen Eihüllen eine Kuppe abschnitt und mit der Nadel auf die andere Kuppe drückte, so konnte ich den Embryo unverletzt herausgleiten sehen. Beim Härten und Färben des Embryos hielt ich mich an die Vorschriften, welche Max Schultze in seiner Arbeit über Entwicklung der Amphibieneier giebt. Waren die Eier gehärtet, so war die Schwierigkeit, dieselben in Paraffin so einzubetten, daß man sie leicht orientieren konnte. Ich schnitt zu diesem Zweck Würfel aus in Spiritus gehärtetem Gehirn oder Leber und brachte darauf ein Tröpfchen Hühnereiweiß, in dieses legte ich das gehärtete Ei, orientierte es, und durch Zusatz eines Tropfens absoluten Alkohols coagulierte das Eiweiß, das Ei war befestigt, ich konnte den Leberwürfel mit aufgeklebtem Ei als ein Objekt weiter behandeln.

Zuerst untersuchte ich Stadien, bei welchen das Nervenrohr gerade vollständig abgeschlossen war, die Schwanzknospe war eben im Begriff hervorzusprossen, in diesem Stadium war der Anus überall angelegt. Bei Stadien aber, bei denen der Verschluß des Nervenrohres zum Teil vollendet ist, findet sich hinten, wie es Osborn und Scott benannt haben, der Sinus rhomboidalis. Vom Blastoporus ist bei Betrachtung der Oberfläche mit der Lupe nichts zu bemerken, er muß also wohl innerhalb der Falten des Sinus rhomboidalis und zwar an dessen unterstem Ende liegen. Zu beiden Seiten des Sinus erheben sich die Rückenwülste, und zwar so, daß da, wo der Sinus seine unterste Spitze hat, die nach außen abfallende Fläche derselben verstrichen ist. Etwas später sieht man die Höhe der Rückenwülste hinten etwas stärker entwickelt und den Sinus rhomboidalis von hinten her etwas einengend. Zwischen den Wülsten ist noch etwas zu bemerken, was nach hinten bogenförmig abschließt, jedoch etwas Näheres darüber auszusagen, ist mir nicht möglich. Noch später findet sich der Sinus rhomboidalis geschlossen, und hinter dem Ende der Rückenwülste ist ein

querer Spalt, der in der Mitte zu einer breiteren Einsenkung wird. Dies sollen die 3 Abbildungen (Fig. I—III) illustrieren. Fig. III entspricht ungefähr einem Stadium, wie es Prof. Dr. OSKAR HERTWIG in seiner Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere auf Taf. I, Fig. 10 giebt, nur habe ich keinen Dotterpfropf mehr bemerken können. Wahrscheinlich wird er wohl der Einsenkung entsprechen, die ich bei demselben Stadium beobachtet habe und schon als Anus bezeichnen muß. Was Prof. HERTWIG in Fig. 11 und 12 dieser Tafel als Urmund bezeichnet, ist es schon nicht mehr, beide Öffnungen sind schon die Analöffnungen und liegen nicht, wie dort angegeben, auf der Spitze der Schwanzknospe, sondern ventral an der Basis derselben.

Ein Schnitt, welcher sagittal durch die Mitte des Embryos gelegt wird (Fig. IV), zeigt eine trichterförmige Einsenkung der Oberfläche. Dieser Trichter wird in der Tiefe durch einen zwischengelagerten Zellwulst in 2 Kanäle getrennt, welche beide mit dem Darm communizieren. Die benachbarten Schnitte zeigen dasselbe, weiterhin aber (Fig. V) sieht man die Kontur der oberen Urmundslippe in den Urdarm übergehen, die zweite Öffnung ist aber nur noch ein Grübchen, weiter nach der Seite verliert sich auch dies. Da man den Übergang der oberen Urmundlippe auf 6 relativ dicken Schnitten, das Grübchen, welches in der Mitte zum Kanal wird, auf 5 Schnitten verfolgen kann, so ist es klar, daß diese Öffnungen quere Spalten an der Oberfläche bilden müssen. Die Rekonstruktion nach der Methode von Dr. KASTSCHENKO, zu welcher er mir selbst die Anleitung gab, zeigte klar, daß es sich hier um eine Öffnung handelt, die durch einen Wulst in der Tiefe in 2 Kanäle geteilt wird, und zwar ist eine Öffnung größer als die andere. Legt man nun die beiden abgebildeten Schnitte zusammen mit einem dritten, welcher noch seitlicher liegt als der in Fig. V und keine Spur mehr zeigt weder von der oberen Urmundslippe noch von dem kleinen Grübchen, so zeigt sich plastisch das Bild Fig. VI. Fig. VII, ein Schnitt durch ein noch etwas jüngeres Stadium, zeigt mir, daß diese Einengung des Blastoporus dadurch vor sich geht, daß die oberen Teile der seitlichen Urmundslippen nach innen, hinten und unten gedrängt werden.

Was ist nun aber hierfür das ursächliche Moment? Das Wachstum der Rückenwülste. Der Wulst, welcher den Blastoporus einengt, geht geradezu beiderseits über in die Medullarwülste. Diese Wülste legen sich schon sehr früh zusammen, und man kann schon am Ei mit der Lupe beobachten, wie sich der Sinus rhomboidalis nicht

nur von vorn nach hinten, sondern auch von hinten her schließt. Dies hatte ich schon beobachtet, ehe ich nur von diesen Thatsachen eine Vermutung hatte, ich hielt es für etwas Zufälliges.

Wie verhält sich dies nun bei älteren Stadien?

Es ist dies sehr schwer zu beobachten, eine große Anzahl von Serienschnitten waren vergeblich angefertigt worden, bis es mir endlich einer gestattete, mit unzweifelhafter Sicherheit über sein weiteres Schicksal etwas zu berichten. Ein Schnitt durch einen Embryo, bei dem 3—4 Segmente deutlich entwickelt sind, giebt den Befund, wie ich ihn in Fig. VIII wiedergebe. Das Bild hat sich insofern geändert, als sich der dorsale Teil des Embryos über den ventralen verschoben hat, so, daß das Ende der Rückenwülste den Übergang von der hinteren Embryoseite auf die untere bildet. Unterhalb der Rückenwülste findet man eine breite Grube, die durch eine schmale Öffnung mit dem Urdarm communiziert. In der Schicht oberhalb des Darmes findet man einen deutlichen Spalt, den man, wenn man ihn verfolgt, als Trennungsspalt zwischen Chorda und Nervenrohr erkennt, man muß sich wohl hüten, ihn für den Zentralkanal anzusehen. Aber über diesem Spalt findet man mehr nach dem Rücken des Embryos zu deutlich den Zentralkanal. Nach hinten wird er zu einem schmalen Spalt, dann aber legen sich die Zellen dicht aneinander, man kann kein deutliches Lumen mehr erkennen, aber man sieht mit zweifelloser Sicherheit an der Pigmentierung und Anordnung der begrenzenden Zellen und daran, daß diese Zellen an einigen Stellen auseinanderzuweichen scheinen, daß dies der Canalis neurentericus ist, der aber sein Lumen verloren hat dadurch, daß sich die Zellen zu einem Strang zusammenlagern. In dieser Abbildung haben sich erst die äußersten Schichten der seitlichen Urmundslippen zusammengelegt, es besteht noch eine breite, oberflächliche Grube, die aber bedeutend seichter geworden ist. Auf einem Stadium später ist diese Grube verschwunden, es findet sich ein schmaler Spalt, welcher der hinteren Öffnung entspricht, in die der Blastoporus zerfiel: dies ist der Anus. Die seitlichen Urmundslippen, mit den vorderen vereint, werden zur Schwanzknospe, dieses Bild entspricht dann denen, die Miss Johnson auf ihrer Tafel über denselben Gegenstand abgebildet hat.

Die einzige Arbeit, die sich mit diesem Gegenstand eingehender befaßt, ist die von Alice Johnson, veröffentlicht in Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXIV, denn die Beobachtungen von Mr. Sedgwick, welche ebenda publiziert sind, erstrecken sich

bloß auf die Oberflächenbetrachtung des Embryos und können wohl nicht als unbedingt beweisend gelten, zumal da es anzunehmen ist, daß er wahrscheinlich auch wie Miss JOHNSON, seine Schülerin, wesentlich ältere Embryonen betrachtet hat, und mein Befund wird bei bloßer Betrachtung der Eier mit der Lupe auch den Eindruck machen, als ob der Blastoporus vollständig als Anus persistiere. Miss JOHNSON legte ebenfalls sagittale Schnitte durch den Embryo, aber, wie ihre Abbildungen beweisen, durch zu alte Stadien. Außerdem verfolgte sie auf Transversalschnitten die Entwickelung der Primitivrinne, die sich doch in den Canalis neurentericus verwandeln müßte, wahrscheinlich hoffte sie auf Querschnitten das Lumen desselben zu finden. Daß diese Hoffnung vergebens war, wird wohl den Grund darin haben, daß ein eigentliches Lumen nie auftritt. Jene Verengung des Blastoporus durch die Enden der Rückenwülste scheint sie gar nicht bemerkt zu haben. Sie behauptet, daß der Blastoporus vollständig die Funktion des Afters übernimmt, ein Canalis neurentericus nie angelegt wird.

Ihr vollständig entgegen steht die Meinung von SCOTT und OSBORN, welche sie 1879 in ihrer Abhandlung On the Development of the Commun Newt, im Quarterly Journal of Microsc. Science, 1879, niedergelegt haben, sie beschreiben die hintere Erweiterung des Medullarkanals als Sinus rhomboidalis, der sich offen erhält, wenn schon das übrige Nervenrohr geschlossen ist. Sie behaupten auch, daß die Falten dieses Sinus den Blastoporus umfassen, sie lassen ihn aber ganz zum Canalis neurentericus werden. Bei Salamandra maculata, berichtet Prof. KUPFFER in jenem oben erwähnten Bericht, schließt die Medullarfurche mit einem Walle vor dem Blastoporus ab und gestaltet sich zum Rohr, ohne daß die Öffnung verschwände; eine Kommunikation zwischen Neural- und Darmrohr kommt nicht zustande. In einzelnen Fällen hat es den Anschein, als sollte die Öffnung in die Medullarfurche aufgenommen werden, die Rückenwülste umgreifen dieselbe wenigstens seitlich, aber dann bildet sich ein querer Wall zwischen dem hinteren Ende der Furche und dem Blastoporus, der bei der vollständigen Schließung der Furche außen bleibt und hart hinter dem massiven Endstück, in das die Achsengebilde, Rückenmark und Chorda übergehen, stets zu sehen ist. Der hervorwachsende Schwanz deckt die Öffnung, aber Durchschnitte weisen die Fortdauer desselben nach. Hat diese Beschreibung nicht auffallend viel Ähnliches mit der meinigen? Dieses massive Endstück, sollte es wirklich ein Querwall sein, der sich zwischen den beiden

Rückenwülsten bildet? Wahrscheinlich ist es auch die Vorwulstung der beiden seitlichen Urmundslippen, und, wenn er berichtet, daß auch die Chorda darin auslaufe, so wird es wohl ähnlich sein, wie bei Triton taeniatus (Fig. VIII und IX). Die seitlichen Urmundslippen und die Decke des Nervenrohres haben sich auf die vordere Urmundslippe gelegt, die Spur des Canalis neurentericus ist vollständig geschwunden.

Bei Salamandra atra glaubte Prof. Kupffer vorläufig noch kein Urteil fällen zu können.

Rana temporaria.

Bei der Betrachtung von Eiern von Rana temporaria auf einem Stadium, welches die Entwicklung des Anus erwarten ließ, bemerkte man mit der Lupe da, wo man bei den Tritonen den Sinus rhomboidalis beobachtet, einen langen ovalen Spalt, welcher diesem wohl entspricht.

Sagittale Schnitte durch das Ei zeigen uns einen Befund ähnlich dem bei den Tritonen. Die Eier zeigen im Gegensatz zu den Tritoneneiern, welche ja eine Bauchkrümmung haben, eine starke Rückenkrümmung. Am hinteren Ende des Embryos findet man (Fig. X) eine Einsenkung, von ihr gehen zwei Kanäle mit weitem Lumen aus. Der vordere tritt mit dem Urdarm in Verbindung, der sich noch nach unten etwas im Bogen weiter fortsetzt, welches Stück ich den Enddarm zu benennen beabsichtige. Gegen das Ende dieses Enddarms erstreckt sich der blind endigende zweite Kanal. Der Wulst, welcher zwischen den beiden Kanälen liegt, besteht aus denselben undifferenzierten Zellen wie die Urmundslippen.

Auch hier sind die seitlichen Urmundslippen durch das Wachstum der Medullarwülste nach innen, hinten und unten gedrängt worden, nur hat hier sich der Prozeß auch mit auf die hintere Lippe des Urmunds erstreckt. Der Enddarm ist einfach dadurch entstanden, daß durch die Eindrängung der seitlichen Lippen der Urdarm ausgezogen wurde. Der blinde Kanal ist in allen Präparaten sehr stark nach hinten gerichtet, die Einwulstung erstreckt sich auch auf einen Teil der hinteren Lippe, was sich bei den Tritonen nicht finden ließ. Giebt es hierfür eine Erklärung? Der dorsale Teil wohl jedes Embryos entwickelt sich, wie auch bei Triton und Frosch, stärker als der ventrale. Beim Triton verschiebt sich infolgedessen der dorsale Teil auf den ventralen, die

Stelle des Blastoporus rückt nach unten, es bildet sich die Schwanzknospe und durch sie die Bauchkrümmung. Beim Frosch ist dies anders, der Blastoporus bleibt ungefähr in seiner Lage, die Vergrößerung des dorsalen Teils findet dadurch statt, daß sich dessen vorderes und hinteres Ende stark gegeneinander krümmen, es entsteht so die Rückenkrümmung des Embryos. Dies ist auch sehr wesentlich für die Wachstumsverhältnisse am Blastoporus. Die Medullarwülste müssen die seitlichen Urmundslippen viel mehr nach hinten drängen als beim Triton. In diesem Moment glaube ich die Ursache dieser Verschiedenheiten gefunden zu haben.

Wie verhält sich dies nun bei älteren Embryonen? Dies zeigt uns Fig. XI. Die Rückenwülste haben sich vollständig geschlossen, der obere Kanal ist zum Canalis neurentericus geworden. Die Decke desselben setzt sich fort in den Wulst, den ich als die Einstülpung der seitlichen Urmundslippen bezeichnet habe, und diesen Umstand glaube ich auch mit als Beweis auffassen zu dürfen, daß es wirklich die seitlichen Urmundslippen sind. Unterhalb des Wulstes findet man eine ovale Öffnung, welche der Richtung des blinden Kanals der vorigen Zeichnung entspricht, über ihr liegt eine Brücke, bestehend aus Ektoderm und undifferenzierten Zellen. Es ist dies eine Tasche, wie sie zu beiden Seiten sich bilden müssen, wenn eine solche Einstülpung stattfindet, und dies halte ich auch für einen Beweis von der Richtigkeit meiner Beobachtungen. An diesem Bilde ist aber auch noch auffällig, daß der Canalis neurentericus nicht unmittelbar vor diesem Wulst abgeht, sondern erst eine Strecke entfernt. Worin mag dies seinen Grund haben? Ebenfalls wieder in der Schwanzbildung. Bei den Tritonen bildet sich der Schwanz durch jenen Wulst, der durch die Eindrängung der seitlichen Urmundslippen entstanden ist. Beim Frosch aber entsteht der Schwanz bedeutend höher, dadurch nämlich, daß der hintere Gipfel der Rückenkrümmung sich immer mehr nach hinten schiebt, wie dies ein Vergleich der Fig. XI und XII lehrt. Und diese Art der Schwanzbildung ist auch die Ursache, warum sich dieser Wulst und der Canalis neurentericus gegeneinander verschieben.

Etwas später bricht der anfangs blind endigende Kanal nach dem Enddarm durch und wird so zum Anus. Auf dem Fig. XI abgebildeten Stadium hat der Canalis neurentericus auch kein deutliches Lumen, er ist aber deutlich an der Pigmentierung, Anordnung der Zellen und an seinem Übergang in den Zentralkanal zu erkennen. Auf transversalen Schnitten wird man wohl

in diesem Stadium kein deutliches Lumen finden können. In einem späteren Stadium aber (es entspricht dieses Stadium ungefähr dem, welches Götte in der Entwicklungsgeschichte der Unke Taf. III Fig. 53 abbildet) habe ich auf Schnitten senkrecht zur Achse des Embryos ein deutliches Lumen des Zentralkanals gefunden. Auf den Schnitten fand ich oben das Lumen des Nervenrohrs, in der Mitte das des Zentralkanals und unten das des Enddarms. Man könnte meinen, das mittlere Lumen könnte ein anderer, ausgezogener Zipfel des Urdarms sein; aus der Folge der Schnitte kann ich beweisen, daß dies wirklich der Zentralkanal ist, er biegt um in das Nervenrohr, denn ein Schnitt zeigt mir deutlich, wie beide Lumina zusammenfließen.

So weit erstrecken sich meine Beobachtungen, das Resultat derselben ist also: Bei Triton taeniatus und Rana temporaria wird der Blastoporus eingeengt dadurch, daß die seitlichen Urmundslippen aneinandergelegt werden. Bei Triton entstehen zwei Öffnungen, die eine wird der Canalis neurentericus, die andere der Anus. Beim Frosch entsteht aber nur eine Öffnung, an Stelle der zweiten findet sich eine Grube, welche später nach dem Enddarm durchbricht. Das ursächliche Moment ist das rasche Wachstum der Medullarwülste. Der Anus ist keine Neubildung. Die schräge Richtung beim Frosch ist bedingt durch das Wachstum des Schwanzes. Der Canalis neurentericus existiert wirklich, wenn er auch kein deutliches Lumen bekommt. Beim Frosch tritt in einem späteren Stadium ein deutliches Lumen auf.

Man kann nun der Ansicht sein, daß ich die Aufgabe beim Triton gelöst habe, beim Frosch scheint sie aber nur unbestimmter geworden zu sein; bewiesen ist, daß ein Canalis neurentericus entsteht, ob aber der Anus eine Neubildung ist oder nicht, ist unentschieden gelassen, höchstens die Sache noch kompliziert. Ich glaube aber, daß es sich nicht bloß darum handelt, ob eine Grube entsteht, und ob diese durchbricht oder nicht, sondern auch darum: Wodurch entsteht (vgl. Fig. XI) die Grube, wodurch der Enddarm *E*, woher kommt der Zellenwulst *w*, der doch für das Längenwachstum des Embryos jetzt von hoher Bedeutung zu sein scheint? Das anschaulich zu machen, ist nicht leicht.

Der Urmund ist ursprünglich anzusehen als ein Ring von undifferenzierten Zellen, der nach innen vorspringt und oben in die Keimblätter übergeht. Nach der Rückenseite zu ist er dicker als nach der Bauchseite. Die Rückenwülste, welche sich stark von dem Ektoderm erheben, gehen zu beiden Seiten in

die undifferenzierten Zellen des Ringes über, der die Öffnung des Urmundes umgiebt. Durch das stärkere Wachstum der Rückenwülste werden auch die seitlichen Partien dieses Ringes, die ich als seitliche Urmundslippen bezeichnet habe, beeinflußt, sie werden nach innen gedrängt, so daß aus der runden Öffnung eine biskuitähnliche wird, und dadurch, daß sich beim weiteren Wachstum die seitlichen Lippen berühren, entstehen zwei Öffnungen. Dies ist der Prozeß bei Triton. Beim Frosch ändert sich nur die Richtung, in der die Rückenwülste ihren Einfluß auf die Urmundslippen ausüben, infolge der Rückenkrümmung werden sie mehr nach hinten zu gedrängt. Die seitlichen Urmundslippen legen sich nicht nur aneinander, sondern sie werden auch in der Tiefe mit der hinteren Urmundslippe zusammengedrängt. Es entsteht ein Kanal und eine Grube. Jetzt erklärt sich erstens die Ursache, wodurch diese Grube entsteht, dann findet man die Erklärung für die Entwicklung des Enddarms, dieser ist die Strecke des Urdarms, welche dadurch abgegrenzt wird, daß sich die seitlichen Urmundslippen zusammenlegen, und der Zellwulst *w* ist entstanden aus den zusammengelegten Urmundslippen.

Der Enddarm, könnte man vermuten, entsteht dadurch, daß sich die Übergangsstelle des Dotters in die undifferenzierten Zellen der hinteren Urmundslippe allmählich ventralwärts verschiebt. Dies ist aber nicht der Fall, die Übergangsstelle bleibt dieselbe. Darin besteht ja das Charakteristische der Urmundslippe, daß alle Zellschichten in ihr in undifferenzierte Zellen übergehen, und darum behaupte ich, daß in Fig. XI die Stelle, welche ich mit einem Stern bezeichnet habe, die Stelle der hinteren Urmundslippe ist.

Die Mitteilungen, die Prof. Kupffer über diesen Punkt bei Rana temporaria macht, sind sehr kurz, er sagt, daß bei Alytes obstetricans und Rana temporaria (?) sich kein Canalis neurentericus anlegt, die hintere Leibesöffnung gleich anfänglich durch die Gastrulation hergestellt wird. Balduin Spencer will sogar bemerkt haben, daß bei Rana temporaria das Zentralnervensystem hart vor dem Blastoporus mit einem massiven Ende abschließt, und die Öffnung persistiert. Sollte dieses massive Ende nicht die Einwulstung der seitlichen Urmundslippen gewesen sein? Bei anderen Batrachiern wurden hierüber eingehendere Studien von Gasser[1]) veröffentlicht. Leider konnte ich die Arbeit selbst in den

1) Sitzgsber. der Marburger Naturf. Ges. 7. Okt. 1882, S. 84 ff.

hiesigen Bibliotheken nicht bekommen, sondern mußte mich an den Bericht von Prof. Kupffer halten. Nach dessen Angaben berichtet Gasser, daß bei Alytes obstetricans die nach hinten konvergierenden Medullarwülste den Blastoporus nicht zwischen sich fassen, sondern vor demselben zusammentreffen, der Blastoporus also nicht in die Medullarwülste aufgenommen wird. Demgemäß entsteht bei Alytes kein Canalis neurentericus, der Blastoporus erhält sich vielmehr als dauernder After. Trotzdem möchte aber Gasser einem Zellstrang im Schwanze weiter entwickelter Larven die Bedeutung eines Rudimentes des Schwanzdarms zuschreiben. Wenn Prof. Kupffer nicht zu deuten vermochte, wie es kommt, daß bei den übrigen Batrachiern der Schwanzdarm vom Blastoporus aus ventralwärts gerichtet ist, während derselbe bei der Alyteslarve vom After dorsalwärts verlaufen würde, so wird es ihm vielleicht jetzt möglich werden. Ich kenne die Verhältnisse bei Alytes obstetricans nicht, möchte aber vermuten, daß sich auch bei ihnen ein ähnlicher Prozeß abspielt, wie bei Triton taeniatus und Rana temporaria, und daß erst später der Canalis neurentericus oder ein ihm entsprechender Zellstrang deutlich hervortritt.

In Götte's Werk „Die Unke“ habe ich gesucht, um etwas diesen Prozeß betreffend zu finden, leider aber ist er auf diesen Punkt nicht näher eingegangen, ich fand nichts, was ich zur Vervollständigung meiner Arbeit anführen könnte. Obgleich Prof. C. Kupffer und Gasser zu einem entgegengesetzten Schlusse gekommen sind als ich, so glaube ich doch, daß selbst ihre Beobachtungen für meine Meinung sprechen, daß sich also bei allen Amphibien ein Canalis neurentericus bildet; der Anus entsteht dadurch, daß ein Teil des Blastoporus durch die Einwulstung der seitlichen Urmundslippen abgeschnürt wird.

Diese Thatsache, abgesehen, daß sie für alle Amphibien giltig sein wird, giebt uns auch die Erklärung des weiteren Wachstums des Embryos. Aber eine weitere Vermutung läßt sich aus meiner Beobachtung ziehen: bis jetzt nahm man an, daß der Anus sich als eine Neubildung anlegt, es bilde sich unterhalb des Blastoporus ein Grübchen, dieses Grübchen vertiefe sich, ein Stück des Urdarms wüchse ihm entgegen, endlich breche diese Grube durch, es entsteht der Anus. Warum bildet sich ein Grübchen, wie kommt es, daß diesem ein Stück des Urdarms entgegenwächst? Nach meiner Auffassung entsteht diese Grube, wie oben beschrieben, und die Verlängerung des Urdarms durch die Verlängerung desselben bei der Eindrängung der seitlichen Urmundslippen.

Ich habe die Litteratur über diesen Punkt bei den anderen Klassen der Wirbeltierreihe durchgelesen und habe hier und da Andeutungen gefunden, welche Ähnliches auch in den anderen Klassen vermuten lassen. Diese einzelnen Andeutungen in den verschiedenen Klassen aufzuzählen, war erst meine Absicht, aber ohne selbständige Untersuchungen dies zu thun, würde zu keinem wesentlichen Resultate führen; spätere Untersuchungen werden wohl ergeben, wie weit sich die allgemeine Giltigkeit dieses Befundes erstreckt.

Am Schlusse meiner Arbeit sei es mir noch vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Oskar Hertwig, für die freundliche Anregung und Unterstützung, die er meinen Bemühungen zu teil werden ließ, an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel XXIV.)

Fig. I—III. Tritoneier mit der Lupe betrachtet.

Fig. I. Die Rückenwülste beginnen sich zum Medullarrohr zu vereinigen, *w* = Rückenwülste, *s. r.* = Sinus rhomboidalis.

Fig. II. Der Schluß des Medullarrohrs ist weiter fortgeschritten.

Fig. III. Medullarrohr ist geschlossen, hinter demselben findet sich eine schmale, quere Einsenkung, *a* = Anus.

Fig. IV—IX. Sagittalschnitte durch Tritonembryonen.

Fig. IV. Der Blastoporus ist durch einen Zellwulst in 2 Kanäle geteilt. *c. n.* = Canalis neurentericus, *a* = Anus, *E* = Enddarm, *v* = vordere Urmundslippe, *h* = hintere Urmundslippe, *w* = der Wulst, welcher durch die Vereinigung der seitlichen Urmundslippen entstanden ist, *d* = Darmkanal.

Fig. V. Von demselben Embryo, Schnitt ist seitlich von der Mittellinie gelegt.

Fig. VI. Benachbarte Schnitte von demselben Embryo aufeinandergelegt.

Fig. VII. Schnitt ist schräg zur Sagittalebene gelegt. Er zeigt die Richtung, in der die seitlichen Urmundslippen nach innen und nach hinten gepreßt werden.

Fig. VIII. Das Nervenrohr ist vollständig geschlossen, der Canalis centralis wird hinten zu einem schmalen Spalt und verliert zuletzt sein Lumen, kann aber noch deutlich bis zum Darmrohr verfolgt werden. Die Medullarwülste haben sich hinten eben berührt.

Fig. IX. Vom Canalis neurentericus ist keine Spur mehr zu bemerken. Die Schwanzknospe ist eben im Begriff hervorzusprossen. Der Anus liegt ventral von derselben.

Fig. X—XII. Sagittalschnitt durch Embryonen von Rana temporaria.

Fig. X. An Stelle des Blastoporus findet man einen Kanal und einen Blindsack, ersterer wird zum Canalis neurentericus, letzterer zum Anus *a*, *E* = Enddarm, *v* = vordere Urmundslippe, *h* = hintere Urmundslippe, *w* = Zellenhaufen, entstanden aus der Vereinigung der seitlichen Urmundslippen, *d* = Darmkanal.

Fig. XI. Embryo älter als in Fig. X, Nervenrohr ist vollständig abgeschlossen, Canalis neurentericus bis zu seinem Übergange in den Darmkanal deutlich zu verfolgen, wenn auch kein Lumen vorhanden ist. Anus ist noch nicht durchgebrochen, * ist die Stelle, an der die Dotterzellen in die undifferenzierten Zellen der hinteren Urmundslippe übergehen.

Fig. XII. Anus ist durchgebrochen.
Dieser Schnitt soll vor allem die Schwanzbildung beim Frosche illustrieren, man vergleiche mit ihm Fig. IX, welche die Schwanzentwicklung bei Triton zeigt.

Zellen-Studien.

Von

Dr. Theodor Boveri.

(Hierzu Tafel XXV—XXVIII.)

Einige Untersuchungen über die tierische Zelle, speziell den Zellkern und dessen Teilung, mit denen ich seit zwei Jahren beschäftigt bin, gedenke ich nebst den allgemeinen Betrachtungen, die sich mir dabei aufgedrängt haben, unter dem gemeinsamen Titel „Zellen-Studien" der Öffentlichkeit zu übergeben.

Das Feld, auf dem sich diese Arbeiten bewegen, ist trotz der bewunderungswürdigen Leistungen und der großartigen Errungenschaften des letzten Jahrzehntes noch immer ein unabsehbares, und zwar nach zwei Seiten: in die Breite und in die Tiefe. Unbekannte Objekte erforschen, bekannte mit besseren Hilfsmitteln und erweiterter Fragestellung untersuchen — diese beiden Wege werden Neues zu Tage fördern. Dazu kommt noch ein dritter Pfad, der vor allen anderen Erfolg verspricht, — das Experiment.

Alle Untersuchungen der letzten Jahre an tierischen und pflanzlichen Zellen, mit Ausnahme derer Carnoy's, weisen mit Entschiedenheit darauf hin, daß das Wesentliche der karyokinetischen Teilung in der Spaltung der chromatischen Elemente in zwei Hälften, von denen jede einem andern der beiden zu bildenden Tochterkerne zu teil wird, gesehen werden muß. Wie weit dieser Satz gültig ist, und unter welchen Variationen der Vorgang im einzelnen Falle verläuft, wie es mit der Form und Zahl der Elemente sich verhält, wie diese sich bilden, sich teilen und im Tochterkern auflösen, wie sie sich gruppieren und bewegen, das festzustellen wird Sache ausgedehnter vergleichender Untersuchungen sein. Nur auf solche Weise können wir zu einem allgemeinen Teilungsschema und zu einer gemeinsamen Terminologie gelangen,

die, wie sich jetzt schon ermessen läßt, von derjenigen FLEMMING's verschieden sein wird[1]).

Vor allem sind es die Wirbellosen, denen wir heutzutage unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen. Es sind zwar auf diesem Gebiete, ganz abgesehen von den ersten denkwürdigen Arbeiten BÜTSCHLI's, SCHNEIDER's, O. HERTWIG's u. a., beträchtliche Anfänge gemacht; PLATNER und in hervorragender Weise VAN BENEDEN haben unsere Kenntnisse wesentlich bereichert, und die ausgedehnten Untersuchungen CARNOY's erstrecken sich ja ausschließlich auf Zellen der Wirbellosen. Allein so wertvoll die Forschungen des letztgenannten Autors auch infolge des reichen Materials, das sie behandeln, sein mögen, so vermissen wir in denselben doch jene Sorgfalt und minutiöse Genauigkeit, welche bis jetzt fast nur den Zellen des Salamanders zu teil geworden sind und diesem Objekt, trotzdem der Verlauf der Teilung hier offenbar verwickelter ist als in vielen anderen Fällen, noch immer den Anspruch bewahren, den Typus der Karyokinese zu repräsentieren.

In Sonderheit ist es die Bildung, Konstitution und Bewegung der achromatischen Figur, und im Anschluß daran die fast noch völlig in Dunkel gehüllte Mechanik der Teilung, worüber wir bei den Wirbellosen die Aufklärung suchen müssen, welche die im übrigen so günstigen Amphibienzellen, wie es scheint, nur in sehr beschränktem Maße gewähren können. Gerade hier werden am fruchtbarsten die experimentellen Untersuchungen eingreifen, wie sie in neuester Zeit von den Brüdern HERTWIG[2]) so erfolgreich begonnen worden sind.

Es ist ein Zufall, daß meine Untersuchungsobjekte zum Teil mit denjenigen CARNOY's identisch sind. Kurz nachdem ich an den Hodenzellen von Astacus meine Studien begonnen hatte, erschien das CARNOY'sche Werk: La cytodiérèse chez les arthropodes[3]), und während ich die Ascarideneier untersuchte, folgten seine beiden Arbeiten: La cytodiérèse de l'oeuf[4]), von denen sich

1) Meiner Meinung nach sind die FLEMMING'schen Bezeichnungen schon für die von ihm neuerdings beschriebene „heterotypische Teilung" nicht mehr zutreffend.

2) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluſs äuſserer Agentien. Jena 1887.

3) La Cellule, tom. I, fasc. 2.

4) La Cellule, tom. II, fasc. 1, und tom. III, fasc. 1.

die erste mit Ascaris megalocephala, die zweite mit einer Reihe anderer Nematoden beschäftigt.

Dieses Zusammentreffen war sowohl mir selbst von Wert, als es auch für den Fortschritt unserer theoretischen Erkenntnis der Karyokinese nicht ohne Bedeutung sein dürfte. Die genannten Arbeiten CARNOY's besitzen ja alle drei einen sehr revolutionären Charakter, der in dem Satze: „Les phénomènes de la caryocinèse sont variables; aucun d'eux n'est essentiel" kaum scharf genug zum Ausdruck gelangt. CARNOY's Resultate widersprechen allen als konstant betrachteten Erscheinungen und scheinen die durch eine Reihe der vorzüglichsten Untersuchungen mühsam erworbene Einsicht in das Wesen der karyokinetischen Prozesse mit einem Schlage illusorisch zu machen. Eine Nachprüfung seiner Befunde mußte früher oder später unternommen werden; sie wird zum Teil durch meine Arbeiten geliefert. Indem ich für einige der CARNOY'schen Objekte den Nachweis führen werde, daß seine Angaben irrtümlich sind, daß gerade seine extremsten Fälle sich völlig unter das Schema der Karyokinese einreihen lassen, wird nicht nur ein Teil der Hindernisse, welche seine Untersuchungen einer einheitlichen Auffassung in den Weg legen, beseitigt, sondern wir lernen dabei auch die Gründe, durch die er zu seinen Anschauungen geführt worden ist, so weit kennen, um auch für andere seiner Objekte einen Irrtum als höchst wahrscheinlich nachweisen zu können.

Befestigt sich auf solche Weise auch immer mehr die Überzeugung einer die ganze organische Welt umfassenden Gleichartigkeit der karyokinetischen Erscheinungen, so dürfen wir doch die Möglichkeit selbst fundamentaler Abweichungen von dem, was wir jetzt kennen, nicht aus den Augen verlieren. Zwar nicht Regellosigkeit haben wir nach den bisherigen Erfahrungen zu erwarten, wohl aber könnten wir bei gewissen Zellenarten auf Eigentümlichkeiten stoßen, die für diese ebenso wesentlich und gesetzmäßig wären, wie für andere der uns bekannte Teilungsmodus. Gerade solche spezifische Merkmale bestimmter Zellenarten aber wären imstande, über die Bedeutung der Teilungsphänomene und der Bestandteile von Zelle und Kern überhaupt Licht zu verbreiten. Erst in allerjüngster Zeit hat WEISMANN[1]) in seiner ideenreichen Schrift über die Bedeutung der Richtungskörper, von

1) WEISMANN, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

theoretischen Erwägungen geleitet, ganz kategorisch einen von der gewöhnlichen Mitose abweichenden Teilungsmodus, eine sog. „Reduktionsteilung“ postuliert, bei der die Hälfte der ungeteilten Kernelemente in den einen, die andere Hälfte in den anderen Tochterkern übergehen soll. Auf solche Punkte müssen spezielle Untersuchungen gerichtet werden; in erster Linie dürfen wir von einer Prüfung der Geschlechtszellen Ausbeute erwarten.

Die Anregung, mich auf das Gebiet der Zellenlehre zu begeben, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Richard Hertwig, der mir die karyokinetischen Figuren, die er in den Hodenzellen von Astacus beobachtet hatte, als ein interessantes Objekt zur Bearbeitung empfahl, indem ihm dieselben Anknüpfungspunkte an die Teilungserscheinungen bei den Protozöen darzubieten schienen. Für die Unterstützung, die mir Herr Professor Hertwig bei meinen Arbeiten in jeder Hinsicht zu teil werden ließ, spreche ich ihm hier meinen herzlichsten Dank aus.

I. Teil.

Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides.

Zur Untersuchung der Eireifung dieser Nematoden wurde ich bestimmt durch die Lektüre der großen Abhandlung VAN BENEDEN's: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Es ward einerseits der Wunsch in mir rege, die fundamentalen Thatsachen der Befruchtung an dem vorzüglichen und leicht zugänglichen Objekt VAN BENEDEN's mit eigenen Augen zu sehen, andererseits schien mir die Bildung der Richtungskörper, wie sie dieser Forscher geschildert hatte, einer Nachprüfung wert zu sein. Damals noch in der Meinung befangen, die in den karyokinetischen Figuren hervortretenden Liniensysteme entsprächen den „Kraftlinien" zweier einander anziehender Punkte, glaubte ich in einzelnen Bildern der VAN BENEDEN'schen „Pseudokaryokinese" Kraftlinien, wie sie zwischen zwei einander abstoßenden Punkten auftreten, erkennen zu können.

Ich mußte mich lange gedulden, bis ich Ascaris megalocephala erhalten konnte, und so nahm ich einstweilen mit der viel weniger günstigen Ascaris lumbricoides vorlieb. Die Eier dieser Spezies waren mir jedoch insofern von Wert, als sie mich auf den Gedanken brachten, daß der von VAN BENEDEN geschilderte Prozeß der Eireifung auf schlechte Konservierung oder pathologische Veränderungen der Eier zurückzuführen sei, eine Vermutung, die sich in der Folge als richtig erwiesen hat.

A. Ascaris megalocephala.

Meine im folgenden zu beschreibende Untersuchung der Richtungskörperbildung bei den Eiern von Ascaris megalocephala ist die sechste Arbeit, die über diesen Gegenstand veröffentlicht wird. In den Jahren 1883 und 84 erschienen fast gleichzeitig drei Abhandlungen, in denen die Eireifung des Pferdespulwurms be-

handelt wird, nämlich: „Das Ei und seine Befruchtung“ von ANTON SCHNEIDER [1]), „Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung“ von M. NUSSBAUM [2]) und das oben erwähnte Buch VAN BENEDEN's [3]). Dann kam NUSSBAUM [4]) in seiner ersten Mitteilung über die Teilbarkeit der lebendigen Materie auf den Gegenstand zurück, um gegenüber der Darstellung VAN BENEDEN's seine früher gegebene neu zu bekräftigen. Endlich widmete CARNOY [5]) seine Arbeit: „La cytodiérèse de l'oeuf“ ausschließlich dem in Rede stehenden Vorgang.

Ein flüchtiges Betrachten schon der Abbildungen, welche diesen fünf Abhandlungen beigegeben sind, lehrt, wie bedeutend die Differenzen zwischen den vier Beobachtern sind, wie kaum eine Figur des einen Autors mit einer der drei anderen identisch ist. Trotzdem können wir die fünf Untersuchungen nach ihren Resultaten in zwei Gruppen sondern, drei, welche den Vorgang als eine karyokinetische Zellteilung darstellen: es sind dies die Arbeiten von SCHNEIDER und NUSSBAUM, die anderen, welche ihm wesentliche Abweichungen vom Schema der indirekten Zellteilung zuerkennen, sei es nun, daß dem Prozeß mit VAN BENEDEN eine völlig andere Bedeutung zugeschrieben wird, sei es, daß er mit CARNOY nur als eine besondere Art der karyokinetischen Teilung betrachtet wird, für welche ja nach diesem Autor kein einziger Punkt konstant ist.

Ohne Zweifel müssen wir bei einer Kritik der einzelnen Untersuchungen auf dieses Moment Gewicht legen. Wenn ein neu beschriebener Vorgang in einen bewußten Gegensatz zu bekannten homologen Erscheinungen gestellt wird, so haben wir viel höhere Anforderungen an Ausführlichkeit und Lückenlosigkeit zu stellen als in einem Falle, wo das Resultat an schon Bekanntes angeschlossen, als damit im wesentlichen übereinstimmend erfunden wird.

Keine einzige der genannten Arbeiten giebt eine ganz kontinuierliche Serie von Bildern, aus welcher der behauptete Entwicklungsgang klar zu ersehen wäre, auch die Abhandlungen VAN BENEDEN's und CARNOY's nicht, obgleich dieselben mit einem Detail und einem Reichtum an Abbildungen ausgestattet sind, wie wenig andere Werke der Zellen-Litteratur.

Wenn ich nun im voraus in kurzen Worten andeuten soll,

1) Breslau 1883.
2) Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 23, 1884.
3) Archives de Biologie, IV.
4) Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 26, 1886.
5) La Cellule, t. II, fasc. 1.

wie nach meinen Beobachtungen die Resultate meiner Vorgänger sich gegeneinander stellen, so habe ich zunächst zu berichten, daß der Spulwurm des Pferdes zweierlei Arten von Eiern [1]) hervorbringt; jedoch enthält nicht ein einziges Individuum durcheinander beide Arten, sondern in einem jeden finden sich nur Eier von gleicher Struktur. Es wäre möglich, wie ich schon in einem Vortrag [2]) über unseren Gegenstand erwähnt habe, daß den Eiern entsprechend auch der Wurm selbst in zwei verschiedenen Varietäten vorkäme. Es war mir jedoch noch immer nicht möglich, diese Frage zu entscheiden. Nur eine einzige Beobachtung kann ich anführen, welche gegen die erwähnte Vermutung spricht. Als ich zu Anfang meiner Untersuchungen stets Eier der gleichen Art zu Gesicht bekam, fiel mir einmal ein noch unbefruchtetes Ei auf, welches sich vor allen anderen Eiern des gleichen Individuums durch einen ungewöhnlichen Reichtum an Chromatin auszeichnete. Ich habe dieses Ei damals als Abnormität gezeichnet und später, als mir auch die andere Art vorlag, gefunden, daß dasselbe sowohl in der Menge als auch in der Anordnung des Chromatins mit diesen Eiern vollkommen übereinstimmte.

Die eine der beiden Arten hat nur van Beneden vor Augen gehabt, allen übrigen Arbeiten liegt die andere zu Grunde.

Hieraus ist der besonders auffallende Gegensatz zu erklären, in welchem die Abbildungen van Beneden's zu denen der drei anderen Autoren stehen.

Weiterhin ist darauf aufmerksam zu machen, daß die Eier von Ascaris megalocephala infolge ihrer außerordentlich dicken und resistenten Eihüllen der Konservierung große Schwierigkeiten in den Weg stellen. Die Angaben, daß sich dieselben in Alkohol und verdünnten Säuren längere Zeit weiter entwickeln, sind ja bekannt. Allerdings ist hervorzuheben, daß in dieser Hinsicht sehr beträchtliche individuelle Verschiedenheiten obwalten; die Eier mancher Individuen werden in unseren Reagentien sehr rasch abgetötet, während andere darin lange Zeit lebend bleiben. In diesem letzteren Fall ist es klar, daß die Konservierungsflüssigkeit nur äußerst langsam die Hüllen durchdringt, daß also zunächst nur minimale Quantitäten derselben mit dem Ei in Berührung kommen, welche dasselbe nicht sofort töten, sondern zu krankhaften Bewegungen veranlassen. Als solche pathologisch ver-

1) Und dementsprechend auch zweierlei Spermatozöen.

2) Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1887, B. III, H. 2.

änderte Figuren sind viele der von Nussbaum, van Beneden und Carnoy abgebildeten anzusprechen, was von mir schon früher [1]) und dann Carnoy gegenüber auch von den Brüdern Hertwig [2]) hervorgehoben worden ist. Die Mannigfaltigkeit dieser krankhaften Weiterentwicklung ist ein zweiter Grund für die Verschiedenheiten in den Befunden der einzelnen Forscher. Die schwere Durchdringbarkeit der Eihüllen bedingt jedoch noch einen weiteren Übelstand. Die geringe Stärke der anfänglichen Wirkung der Reagentien hat, wenn auch der Tod rasch erfolgt, häufig eine schlechte Konservierung zur Folge, welche, wenn sie nicht als solche erkannt wird, gleichfalls zu Irrtümern Veranlassung geben muß.

Betrachten wir mit Rücksicht auf diese Umstände die einzelnen Arbeiten, so muß diejenige Schneider's als die korrekteste bezeichnet werden. Schneider hat zwar, wie bekannt, die Bildung des zweiten Richtungskörpers völlig übersehen, auch sind seine Figuren wohl nicht gut gezeichnet und infolge der schwachen Vergrößerung zum Teil unklar. Allein alle Bilder Schneider's über die Bildung des ersten Richtungskörpers sind, wenn auch nicht gut konserviert, so doch normal und im wesentlichen richtig gedeutet. Schneider zweifelt ja auch, wie bereits erwähnt, nicht daran, daß es sich um eine karyokinetische Teilung handelt. Wenn nun in diesem Resultat Nussbaum mit ihm übereinstimmt, so geschieht dies doch auf ganz anderer Grundlage. Alle Bilder in Nussbaum's erster Arbeit, welche sich auf unseren Gegenstand beziehen, sind mit Ausnahme der Fig. 29 mehr oder weniger krankhaft verändert und falsch gedeutet; Beschreibung und Abbildungen stimmen nicht miteinander überein. Das Gleiche gilt für die Fig. 9 u. 10 der zweiten Abhandlung. Nussbaum zeichnet immer das nämliche, für die Entscheidung der Frage, ob Karyokinese oder nicht, unzulängliche Stadium, welches die Tochterelemente an den Enden einer gekrümmten oder schon geteilten Spindel darstellen soll, während die Figuren in Wirklichkeit pathologisch modifizierte Spindeln mit Äquatorialplatte darstellen. Von einer Serie aufeinanderfolgender Stadien bekommen wir nichts zu sehen; eine solche wäre auch im Anschluß an die abgebildeten und in der erwähnten Weise falsch gedeuteten Bilder unmöglich herzustellen. Wenn also Nussbaum behauptet, die Bildung der

1) Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1886, B. II, H. 3.

2) l. c.

Richtungskörper bei Ascaris megalocephala sei eine karyokinetische Zellteilung, so ist er uns den Beweis hierfür in beiden Arbeiten schuldig geblieben.

Mit diesen Untersuchungen der beiden deutschen Forscher stehen diejenigen VAN BENEDEN's und CARNOY's in einem fundamentalen Widerspruch, unter sich aber, trotz aller äußerlichen Gegensätze, im Grunde auf dem gleichen Standpunkt. Die Hauptdifferenzen zwischen den beiden belgischen Forschern beruhen auf der Verschiedenheit der untersuchten Objekte. Berücksichtigt man dies, so wüßte ich nicht, wie sich VAN BENEDEN eine schönere Bestätigung seiner Lehre von der Richtungskörperbildung hätte wünschen können als die Arbeit CARNOY's. Beide Forscher suchen den Beweis zu führen, daß die chromatischen Elemente des Keimbläschens sich nicht, wie bei der typischen Karyokinese, teilen, sondern daß dieselben ungeteilt zu zwei seitlichen Gruppen auseinanderweichen, von denen die eine als erster Richtungskörper ausgestoßen wird, die andere im Ei verbleibt, worauf die Wiederholung des gleichen Vorgangs an den zurückgebliebenen Elementen zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt. Gegen diese prinzipielle Übereinstimmung sind alle Differenzen, so besonders im Verhalten der achromatischen Figur, von untergeordneter Bedeutung.

Obgleich beide Autoren die Richtigkeit des von ihnen aufgestellten Entwicklungsganges für völlig erwiesen halten, so lehrt doch eine aufmerksame Betrachtung ihrer Abbildungen, daß gerade am entscheidenden Punkt, da, wo nachgewiesen werden müßte, daß jede der beiden Tochtergruppen mit einer der beiden auf früheren Stadien in der Äquatorialebene nebeneinander gelegenen Chromatingruppen identisch sei, daß gerade hier eine Lücke besteht, welche auch durch die große Anzahl der Figuren nicht überbrückt werden kann. Wir bekommen zwar eine erstaunliche Mannigfaltigkeit von Bildern zu sehen, aber keine Reihe, in der das eine klar aus dem andern sich ableiten ließe.

Aus dem Gesagten wird sich ergeben haben, daß eine erneute Untersuchung des Gegenstandes keine überflüssige Arbeit ist.

CARNOY selbst spricht den Wunsch aus, daß ein unbeeinflußter Beobachter eine Nachprüfung unternehmen möge. Nach längerer Beschäftigung mit unserem Objekt glaube ich nun endgültig den Beweis liefern zu können, daß der Prozeß der Richtungskörperbildung, wie bei allen anderen untersuchten Eiern, so auch bei Ascaris megalocephala als ty-

pische karyokinetische Zellteilung verläuft, worunter ich die Teilung der möglichst in der Äquatorialebene einer zweipoligen faserigen Figur gelagerten chromatischen Elemente in je zwei Hälften und die Wanderung der beiden Hälften eines jeden Elements nach entgegengesetzten Polen verstehe.

Daß dies für die von mir untersuchten Eier zutrifft, wird aus meiner Beschreibung zur Genüge hervorgehen. Allein nachdem einmal Variabilität für die Eier von Ascaris megalocephala nachgewiesen ist, könnte man der Ansicht sein, daß außer dem von mir konstatierten Teilungsmodus noch ein anderer sich finden möchte, daß ein solcher in den Bildern van Beneden's und Carnoy's zu erblicken wäre.

Es wird deshalb meine Aufgabe sein, 1) darzuthun, daß ich die gleichen Objekte untersucht habe, wie alle anderen Autoren, 2) zu zeigen, daß die abweichenden Figuren derselben durch die Behandlungsweise bedingt sind, daß man bei Anwendung geeigneter Methoden nur typische Teilungsfiguren erhält, 3) die Bilder meiner Vorgänger im einzelnen einer genauen Prüfung zu unterziehen, festzustellen, wie weit die behauptete Entwickelung eine aus pathologischen Figuren konstruierte ist, und womöglich den Punkt aufzudecken, wo von diesem Irrweg aus der Sprung zu den normalen Endstadien der Teilung gemacht wird.

Methode der Untersuchung.

Nachdem mir einmal der Verdacht aufgestiegen war, daß ein Teil der van Beneden'schen Bilder durch das langsame Absterben der Eier bedingt sein könne, tötete ich dieselben durch Hitze, und zwar dadurch, daß ich die Eiröhren in kochenden absoluten Alkohol, dem 1 % Eisessig zugesetzt war, auf einige Sekunden eintauchte. Durch dieses Verfahren werden nicht nur die Eier sofort getötet, sondern auch die Eihüllen momentan für das Reagens durchgängig.

Die Eiröhren blieben noch einige Stunden in dem gleichen, allmählich erkaltenden Gemisch, wurden dann in reinen Alkohol übertragen, gefärbt und in Glycerin oder Nelkenöl untersucht. Dabei zeigten sich denn in allem wesentlichen nur solche Bilder, wie wir sie an anderen Objekten zu sehen gewohnt sind, reguläre achromatische Spindeln mit chromatischer Aquatorialplatte oder mit Tochterplatten, keine Spur von Protoplasmastrahlung. War

damit auch so ziemlich der Nachweis geliefert, daß der von van Beneden und Carnoy aufgestellte Entwickelungsmodus nicht existiert, so waren die durch die genannte Methode erhaltenen Präparate doch nicht so klar, daß sich an denselben alles Detail hätte feststellen lassen. Denn bei aller prinzipiellen Übereinstimmung mit anderen Objekten bietet der Prozeß bei Ascaris megalocephala doch gewisse Besonderheiten dar, so daß er sich nicht ohne weiteres auf ein bekanntes Schema zurückführen läßt.

Ich wandte daher wieder kalte Reagentien an, Alkohol in verschiedener Konzentration mit und ohne Essigsäure, Salpetersäure und vor allem Pikrin-Essigsäure. Diese letztere Mischung ergab mir weitaus die besten Resultate, so daß ich sie zuletzt ausschließlich benutzte. Dabei verfuhr ich folgendermaßen: Eine konzentrierte wässerige Lösung von Pikrinsäure wird mit zwei Teilen Wasser verdünnt und dieser Lösung dann 1 °/₀ Eisessig zugesetzt. In diese Mischung werden die Eiröhren gebracht und so lange darin belassen, bis die mikroskopische Untersuchung die Fixation der Eier ergiebt, mindestens aber 24 Stunden. Nach sehr sorgfältigem Auswaschen in 70 °/₀ Alkohol kommen die Eiröhren auf 24 Stunden in Grenacher's alkoholisches Boraxkarmin, 24 Stunden in 70 °/₀igen Alkohol mit 1 °/₀ Salzsäure, dann in reinen Alkohol. Die Untersuchung in Glycerin ist derjenigen in Nelkenöl oder Harz entschieden vorzuziehen. Bringt man die Eiröhren aus dem Alkohol in eine Mischung von 1 Teil Glycerin auf 3 Teile Alkohol absol. und läßt diese so lange stehen, bis der Alkohol verdunstet ist, so erhält man die Eier ohne alle Schrumpfung.

Was nun die Konservierung der so behandelten Eier betrifft, so ist dieselbe eine sehr wechselnde. Man muß sich, wie überhaupt bei Anwendung kalter Reagentien, auf den Zufall verlassen. Offenbar je nach der Konstitution der Eihüllen, also von Umständen abhängig, die wir nicht in der Hand haben und die individuell, d. h. von einem Wurm zum andern, ja selbst von einem Ei zum andern sehr variieren, werden die Eier bald rasch fixiert, bald erst, nachdem sie mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen erlitten haben. Selbst in den günstigsten Fällen erhält man neben völlig normalen Präparaten, die von einer Schönheit und Klarheit sind, daß ich von viel leichter zu behandelnden Objekten keine besseren gesehen habe, mehr oder weniger pathologische Bilder, die jedoch einerseits durch den Vergleich mit den durch Hitze abgetöteten Eiern, andererseits schon dadurch, daß sie,

gleichsam wie Sackgassen, nicht weiter führen, leicht als solche erkannt werden können.

Ich habe auf diese Weise vielfach die gleichen oder ähnlichen Bilder bekommen, wie sie in den Figuren van Beneden's, Carnoy's und Nussbaum's wiedergegeben sind, niemals jedoch die von Carnoy abgebildeten komplizierten Protoplasmastrahlungen, sei es nun, daß diese durch eine individuelle Eigentümlichkeit der von ihm untersuchten Eier, sei es, daß sie durch die Wirkungsweise seiner Konservierungsmethode bedingt sind.

Schließlich will ich nicht unerwähnt lassen, daß mir die Betrachtung eines und desselben Eies von verschiedenen Seiten durch Rotieren desselben vermittelst einer Verschiebung des Deckglases von großem Wert war. Dieses Verfahren, welches in einfachster Weise lehrt, wie die verschiedenen Bilder, die man nebeneinander findet, aufeinander zurückzuführen sind, ist, wie mir scheint, von meinen Vorgängern zu sehr vernachlässigt worden. So glaube ich besonders, daß einzelne Figuren, die van Beneden als aufeinanderfolgende Stadien beschreibt, nur verschiedene Ansichten des gleichen Stadiums repräsentieren.

Ehe ich an eine Beschreibung meiner Befunde gehe, möchte ich ein paar Worte über die Terminologie sagen, die ich bis jetzt gebraucht habe und auch im Folgenden anwenden werde. So sehr ich geneigt wäre, die einfachen und für gewisse Teilungen vorzüglich passenden Bezeichnungen Flemming's zu benutzen, so ungeeignet würde mir der Gebrauch dieser Terminologie für das vorliegende Objekt scheinen. Auf meinen Tafeln ist von Aster und Dyaster, Spirem und Dispirem nichts zu sehen, und auch von der Metakinese kann hier nicht die Rede sein. Es hieße dem Objekt Zwang anthun, wollte man die einzelnen Teilungsphasen mit den Flemming'schen Ausdrücken belegen. Wir besitzen eben noch keine allgemein anwendbare Terminologie und, solange eine solche nicht geschaffen ist, bleibt nichts übrig, als für die entsprechenden Stadien verschiedenartiger Teilungen verschiedene Bezeichnungen zu gebrauchen. Für die folgende Beschreibung genügen mir die Ausdrücke „Äquatorialplatte“ und „Tochterplatte“, welche, dem Flemming'schen Aster und Dyaster entsprechend, hinlänglich bekannt und prägnant sind. Handelt es sich einmal darum, eine für alle Teilungen passende Terminologie aufzustellen, so wird

dieselbe sicherlich mehr an diese Ausdrücke als an die FLEMMING'schen anzuknüpfen sein.

Ich bespreche die Reifung der beiden Ei-Varietäten getrennt und bezeichne dieselben nach den Autoren, welche die ausführlichste Beschreibung einer jeden gegeben haben, als „Typus CARNOY" und „Typus VAN BENEDEN".

a. Typus Carnoy.

Indem ich die Darstellung der Entstehung der Eier und der allmählichen Ausbildung des Keimbläschens, worüber meine Untersuchungen noch nicht völlig zum Abschluß gelangt sind, auf eine spätere Mitteilung verschiebe, beginne ich die Beschreibung mit jenem Zustande der Eier, in dem dieselben sich von der Rachis abgelöst haben und, abgerundet, zur Aufnahme des Spermatozoons reif sind.

Dabei beschränke ich mich in der Hauptsache auf den Bau und die Umwandlungen des Kerns, da ich in Bezug auf die Zellsubstanz den Resultaten meiner Vorgänger, besonders den detaillierten Angaben VAN BENEDEN's nur wenig Neues hinzuzufügen habe. In Fig. 7 und 1—6 (Taf. XXV) habe ich eine Serie von Eiern von dem Moment der Kopulation der Geschlechtszellen bis zur beginnenden Ausbildung von Ei- und Spermakern dargestellt, an welcher die allmählichen Umbildungen des Eileibes leicht verfolgt werden können.

Das Keimbläschen ist in dem oben genannten Stadium annähernd kugelig und wird von einer starken, deutlich doppelt konturierten Membran umschlossen, welche vollkommen homogen erscheint. Die äußere und innere Oberfläche derselben zeigen ein verschiedenes Verhalten; die Grenze gegen die Zellsubstanz ist stets eine sehr scharfe, was um so deutlicher hervortritt, als die Kernmembran und mit ihr die ganze achromatische Kernsubstanz an den Pikrin-Essigsäure-Präparaten ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzt, als alle Bestandteile des Zellleibes. Dagegen läßt sich zwischen der inneren Fläche der Membran und der achromatischen Kernsubstanz eine scharfe Grenzlinie nicht ziehen. Der erste Eindruck, den man von dieser im Kernraum, soweit derselbe nicht von den chromatischen Elementen eingenommen wird, gleichmäßig verteilten Substanz erhält, ist der, daß dieselbe aus dicht gelagerten, relativ groben Körnern besteht. Allein bei genauerer Analyse läßt sich mit Sicherheit die An-

schauung gewinnen (Fig. 7, Taf. XXV), daß es sich um ein sehr engmaschiges Gerüstwerk handelt, dessen dicke Stränge im optischen Schnitt als Granula imponieren. Die peripheren Balken dieses Retikulums scheinen unmittelbar in die Kernmembran überzugehen (Fig. 7), mit welcher sie im ganzen Habitus die vollkommenste Übereinstimmung aufweisen. Es liegt deshalb nahe, die Membran als eine modifizierte Rindenschicht der achromatischen Kernsubstanz aufzufassen, welche Betrachtungsweise durch die folgenden Umwandlungen des Keimbläschens noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Durch die außerordentliche Mächtigkeit einer vom Chromatin unabhängigen achromatischen Kernsubstanz unterscheidet sich das Keimbläschen unserer Eier sehr beträchtlich von den typischen Metazoënkernen und erinnert eher an solche der Protozoën, so besonders an die von Actinosphaerium.

Außer der den Kernsaft gleichmäßig durchsetzenden achromatischen Substanz enthält das Keimbläschen zwei chromatische Elemente (Fig. 7 u. ff.). Ich lege dem Ausdruck „chromatische Elemente" oder „Kernelemente" einen ganz bestimmten Sinn bei und verstehe darunter jene Gebilde, welche unter der Form von selbständigen Körnern, Stäbchen, Ringen oder Schleifen bei jeder karyokinetischen Teilung zur Beobachtung kommen und durch ihre Teilung in zwei Hälften die Bausteine für die Tochterkerne liefern. Ich gebrauche den indifferenten Namen „chromatisches Element", da die der Form entlehnten oder aus der Entstehungsweise entnommenen Bezeichnungen „Schleife", „Segment" etc. eine allgemeine Anwendung nicht finden können.

Die zwei im Keimbläschen zu unterscheidenden Chromatinportionen gehen, wie sie sind, in die erste Richtungsspindel ein und verdienen deshalb schon jetzt die soeben definierte Benennung. Ihre Form und komplizierte feinere Struktur ist im Keimbläschen nicht so leicht zu erkennen, als später in der ersten Richtungsspindel. Denn sie liegen meist dicht neben- oder übereinander, ohne Regelmäßigkeit und nach verschiedenen Richtungen gekrümmt. Doch lassen einzelne Eier schon jetzt eine Analyse zu, und die in den Fig. 7—13 wiedergegebenen Präparate setzen uns in den Stand, ein vollkommen klares Bild dieser Verhältnisse zu gewinnen. Jedes chromatische Element besitzt annähernd die Form eines vierseitigen Prismas mit quadratischer Grundfläche, dessen Höhe die Breite stets um mehr als das doppelte übertrifft. In diesem Körper ist jedoch das Chromatin nicht gleichmäßig ver-

teilt, sondern zu vier der Achse des Prismas parallelen Stäbchen angeordnet, deren jedes eine der abgerundeten Kanten des Prismas bildet und so weit in den Binnenraum desselben vorspringt, daß am Querschnitt zwischen den vier Stäbchen ein feines Kreuz achromatischer Substanz übrig bleibt. Die vier Unterabteilungen eines jeden Elements lassen abermals eine feinere Zusammensetzung erkennen. Sie bestehen aus einer Anzahl, in der Regel sechs stärker sich färbenden verdickten Abschnitten, Körnern oder Scheiben, die durch schmälere, schwächer chromatische Portionen voneinander getrennt sind. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist diese Struktur in der Weise ausgebildet, daß an jedem Ende des Stäbchens ein größeres Korn seine Lage hat, der mittlere Teil von vier kleineren, mehr scheibenförmigen eingenommen wird. Alle vier in einem Element gelegenen Unterabteilungen zeigen in dieser Anordnung stets eine vollkommene Übereinstimmung; jedes Korn des einen Stäbchens hat sein Pendant in den drei anderen und steht mit diesen durch feine intensiv färbbare Brücken in Zusammenhang. Auf dem uns vorliegenden Stadium erkennt man solche Brücken nur zwischen benachbarten Kanten des Prismas; allein später zeigt es sich, daß auch diagonale Chromatinfädchen existieren.

Von dieser ganz regulären Anordnung, wie ich sie eben geschildert habe, finden sich häufig unwesentliche Abweichungen. Bald ist das Element als Ganzes nicht gerade gestreckt, sondern leicht gebogen, bald sind die einzelnen Stäbchen desselben paarweise nach verschiedenen Richtungen gekrümmt (Fig. 13*a*. *b*. Taf. XXV), so daß bei gewisser Lagerung an einem oder an den beiden Enden eine Divergenz sichtbar wird, welche, sobald sie beträchtlicher wird, zu einer Unterbrechung der hier gelegenen Chromatinbrücken führt.

Diese beiden kompliziert zusammengesetzten Gebilde bezeichnet Carnoy als Keimflecke, „taches de Wagner". Eine solche Benennung ist dann gewiß gerechtfertigt, wenn man alle in einem Keimbläschen auftretenden distinkten Chromatinportionen mit diesem Ausdruck belegen will. Allein es dürfte meiner Meinung nach richtiger sein, die Bezeichnung „Keimfleck" auf jene charakteristischen, meist kugeligen Gebilde zu beschränken, wie sie, einfach oder in größerer Zahl, von den meisten Kernen unreifer Eier bekannt sind. Es wird dann mit diesem Namen etwas von den in gewöhnlichen Kernen vorhandenen Strukturen Verschiedenes bezeichnet, Gebilde, über deren Beziehungen zu den Gerüsten oder

den chromatischen Elementen anderer Kerne wir noch nicht aufgeklärt sind. Acceptieren wir diese Beschränkung, so besitzen die uns vorliegenden Eier, wenigstens in dem besprochenen Stadium, überhaupt keinen Keimfleck; denn die beiden beschriebenen Chromatinportionen sind, wie wir im Folgenden sehen werden, völlig homolog den bei allen karyokinetischen Teilungen auftretenden chromatischen Elementen.

Außer dieser begrifflichen Differenz zwischen Carnoy und mir ist jedoch noch ein viel bedeutenderer Unterschied zwischen seiner Auffassung und der meinigen hervorzuheben. Carnoy betrachtet jede der von mir als chromatische Elemente bezeichneten Portionen als eine Gruppe von vier Elementen, deren also das Keimbläschen nicht zwei, sondern acht enthielte. Er erklärt jedes der von mir als Unterabteilungen beschriebenen Stäbchen als selbständig und für sich den bei anderen Teilungen zu beobachtenden Elementen gleichwertig. Allein wenn ich hinzufüge, daß die chromatischen Brücken zwischen den vier zusammengehörigen Stäbchen Carnoy vollständig entgangen sind, wie denn überhaupt seine Abbildungen in verschiedener Hinsicht einen mangelhaften Konservierungszustand verraten, so erklärt sich diese Differenz zur Genüge. Zugleich aber rechtfertigen diese Verbindungen meine Auffassung, besonders, wenn ich hier vorgreifend erwähne, daß die vier auf solche Weise zusammenhängenden Stäbchen nichts anderes sind, als die einstweilen vorbereiteten Tochter- und Enkelelemente, welche durch die beiden nun folgenden Teilungen voneinander getrennt werden sollen.

Carnoy könnte zur Stütze seiner Auffassung die allmähliche Ausbildung des Keimbläschens, wie sie von ihm dargestellt worden ist, heranziehen. Ein kontinuierlicher Knäuel soll sich hierbei in acht Stäbchen segmentieren, die sich in zwei Gruppen von je vieren, die „Keimflecke", sondern. Die Betrachtung eines jeden Stäbchens als selbständig wäre demnach entwickelungsgeschichtlich begründet. Allein der Beweis, daß die Entwickelung wirklich so verläuft, scheint mir nicht erbracht zu sein. Carnoy gibt zwar ein deutliches Bild von jenem Stadium, wo der frühere Knäuel in getrennte Stäbchen zerfallen ist; sonderbar ist an dieser Figur nur das eine, daß sie nicht acht Stäbchen, wie Carnoy angibt, sondern ohne Zweifel deren neun enthält. Die beiden vermittelnden Stadien aber zwischen diesem und dem ausgebildeten Keimbläschen lassen von den isolierten Stäbchen nichts mehr wahrnehmen; man kann in den Figuren zwar zur Not eine Sonderung

des Chromatins in zwei Gruppen erkennen, diese aber zeigen nur ein unklares Gewirre von Fäden, keine Spur von den vorher und später so deutlichen Stäbchen. Es ist mir nun nach meinen eigenen Beobachtungen überdies sehr zweifelhaft, ob jenes von CARNOY beschriebene Stadium der Segmentierung überhaupt existiert. An meinen Präparaten habe ich es nicht auffinden können, obgleich die untersuchten Eiröhren die entsprechenden Stadien der sich teilenden Keimzellen in tadelloser Konservierung enthalten. Ich hoffe, an Stelle dieses negativen Befundes demnächst positive Angaben über die Ausbildung der beiden chromatischen Elemente setzen zu können.

Wie ich das Keimbläschen geschildert habe, so besteht es zur Zeit, wo das Spermatozoon ins Ei eindringt; bald darauf beginnt es sich in die erste Richtungsspindel umzubilden. Die Spindel geht ausschließlich aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens hervor, und diese wird allem Anschein nach vollständig in die Spindel aufgenommen; eine Thatsache von doppeltem Interesse: einerseits ein schlagendes Beispiel für die Bildung der Kernspindel aus „Kernsubstanz", andererseits ein Fall, wo nicht nur ein Teil des Keimbläschens, wie es die Regel zu sein scheint, sondern dessen ganze Masse in die Bildung der karyokinetischen Figur einbezogen wird.

Die Entstehung der Spindel läßt sich deswegen leichter als in anderen Fällen verfolgen, weil die chromatischen Elemente einen viel geringeren Raum einnehmen, also weniger verdecken als in anderen Kernen. Die Umwandlung beginnt damit, daß das Keimbläschen seine regelmäßige Begrenzung aufgiebt, indem es zunächst an einzelnen Stellen (Fig. 8) sich zu Ecken oder Zacken erhebt, ein Prozeß, der mit einer Bewegung der ganzen achromatischen Substanz verbunden sein muß, indem dieselbe allen Erhebungen der Membran folgt. Häufig habe ich auf diesen frühesten Stadien die Membran noch in ihrer früheren Schärfe und Deutlichkeit konstatieren können, es schien mir an manchen Präparaten sogar, als wenn sie allein einen Fortsatz gebildet hätte.

Allein bald ändert sich das Bild; die Konturen der Membran werden verschwommen und diskontinuierlich, schließlich sieht man an ihrer Stelle nur eine Schicht grober Körner, die sich in keiner Weise von der achromatischen Substanz des Keimbläschens unterscheiden (Fig. 9, Taf. XXV). Es wäre demnach möglich, daß die Membran völlig verschwunden ist; wahrscheinlicher aber ist

wohl die Annahme, daß sie sich in die Körner oder, besser gesagt, in ein knotiges Netzwerk, das kontinuierlich in das innere Gerüst übergeht, aufgelöst hat.

Allmählich werden die Formveränderungen beträchtlicher. Es ist schwer zu sagen, ob dabei das ursprüngliche Volumen des Keimbläschens vollständig gewahrt bleibt, auch aus dem Grunde, weil die Größe des noch kugeligen Keimbläschens von einem Ei zum andern nicht unerheblich wechselt. Von großem Interesse ist die mit den Formveränderungen einhergehende Strukturveränderung der achromatischen Substanz. Während im ruhenden Keimbläschen die einzelnen Körner oder Gerüstknoten ganz gleichmäßig verteilt waren, sich durchaus in keiner besonderen Weise gruppieren ließen, zeigt sich in dem amöboid gewordenen Körper deutlich eine streifige Differenzierung, an sich betrachtet, sehr unregelmäßig und wechselnd, aber in bezug auf die Gestalt der ganzen Masse entschieden gesetzmäßig, ganz allgemein etwa so zu charakterisieren: wo sich die Oberfläche des Keimbläschens zu einem Fortsatz erhebt, da erscheint in diesem in der gleichen Richtung eine faserige Anordnung. Am besten läßt sich dies durch den Hinweis auf die beigegebenen Abbildungen (Fig. 10*a* und *b*, Taf. XXV) erläutern. Von den Ecken und Zacken strahlen divergierende Fasern aus, ist ein Fortsatz stumpf, d. h. annähernd eben begrenzt, so ziehen von dieser Fläche parallele Fasern ins Innere. Häufig läßt sich ein Faden von einer Spitze zur benachbarten verfolgen; nicht selten sieht man Stellen, an denen sich die verschieden gerichteten Fasern zu durchkreuzen scheinen. Ihrer Entstehung gemäß sind dieselben, wenigstens anfangs, nicht homogen, sondern körnig, ja es kommt häufig vor, daß man deutlich den Eindruck von Streifung erhält, ohne daß es gelingt, distinkte Fasern zu verfolgen.

Betrachtet man auf diesem Stadium das Keimbläschen, wenn es jetzt noch diesen Namen verdient, von allen Seiten, so bietet jeder optische Schnitt ziemlich das gleiche Bild (Fig. 10*a*, *b*), das annähernd an die Figuren von mehrpoligen Spindeln erinnert; keine Richtung scheint vor der andern den Vorzug zu haben. Erst nach einiger Zeit erscheint eine solche Ungleichwertigkeit, indem bei gewisser Lagerung (Fig. 11*b*) die bekannte regelmäßige Form und Streifung der Kernspindel erscheint, womit jedoch die anders gerichtete Faserung keineswegs verschwindet. Sieht man auf eine solche eben entstandene und noch niedrige Spindel vom Pol (Fig. 11*a*), so erblickt man im optischen Äquatorialschnitt

noch immer die zackige Begrenzung und die an mehrpolige Spindeln erinnernde Streifung.

Während dieser Umwandlungen gewinnen die chromatischen Elemente eine bestimmte gegenseitige Lagerung, die allerdings nicht selten schon im ruhenden Keimbläschen vorhanden ist. Ihre Achsen stellen sich in eine Ebene, meist sogar einander parallel, und zwar so, daß von den vier Unterabteilungen eines jeden Elements zwei auf die eine, zwei auf die andere Seite dieser Ebene zu liegen kommen. Zeigt sich die erste Andeutung der zwei definitiven Pole, so ist diese Lagerung stets erreicht; die Ebene, zu welcher die beiden Elemente die beschriebene regelmäßige Stellung einnehmen, wird zur Äquatorialebene der Spindel.

Die Art der Spindelbildung, wie ich sie hier beschrieben habe, weicht nicht unerheblich ab von den Angaben, die Carnoy hierüber gemacht hat. Nach seinen Beobachtungen wird die Kernmenbran aufgelöst, Kernsubstanz und Zellsubstanz mischen sich, bis schließlich die beiden Chromatingruppen direkt von gewöhnlichem Protoplasma umgeben sind. Nun tritt im Umkreis derselben von neuem ein Hof helleren Plasmas auf, aus dem die Spindel hervorgeht, und der wahrscheinlich mit dem früheren Kernplasma identisch ist. Die wesentlichste Abweichung liegt in der von Carnoy betonten und in Fig. 13*a* deutlich abgebildeten völligen Vermischung von Kern- und Zellsubstanz, und wenn auch Carnoy annimmt, daß schließlich das Protoplasma des Zellleibes wieder zurückgedrängt wird und die Spindel, wie nach meiner Darstellung, aus dem Reticulum des Keimbläschens hervorgeht, so ist dies bei ihm doch nur eine Hypothese.

Man muß bei der Variabilität, die sich für die Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala herausgestellt hat, in der Beurteilung der Resultate anderer Beobachter sehr vorsichtig sein. Ich kann also nur sagen: vorausgesetzt, daß die Bildung der Spindel stets in ein und derselben Weise sich vollzieht, so geht der Prozeß so vor sich, wie ich ihn geschildert habe; denn ich habe einerseits genügenden Grund, die Konservierung meiner Eier für eine bessere zu halten als die der Carnoy'schen, andererseits liegt mir der Vorgang in einer kontinuierlichen Reihe von Bildern vor, während die Figuren Carnoy's denselben nicht ohne Lücken und Sprünge zur Anschauung bringen.

Speziell über die Konservierung möchte ich hier einige Bemerkungen machen. Ich weiß aus vielen mißglückten Versuchen,

daß von allen Stadien der Richtungskörperbildung, auch von denen, die nach völliger Ausbildung der Eihüllen sich vollziehen, keines schwieriger zu erhalten ist als das der Spindelentstehung. Es gilt dies ja für die Gewebezellen in gleicher Weise. Es scheint mir, daß dieser im Vergleich zu allen anderen Teilungsstadien vorzüglich „kinetische“ Prozeß am leichtesten gestört werden kann, auch durch Einwirkung sonst guter Reagentien, wie ja gewisse Organismen in bestimmten Zuständen ihrer Körperform gar nicht oder doch nur sehr schwer konserviert werden können. Auch mag, worauf ich erst in der letzten Zeit aufmerksam geworden bin, die Abkühlung der Eier in Fällen, wo dieselben nicht direkt dem Wirt entnommen, abgetötet werden, auf die karyokinetischen Figuren schädigend einwirken. Eines habe ich stets gefunden: wo der Eileib Anzeichen einer nicht völlig gelungenen Konservierung verrät, da ist die Figur der Spindelentstehung stets verdorben, während das noch ruhende Keimbläschen auch an solchen Eiern nicht wesentlich anders erscheint als sonst.

Carnoy's Abbildungen, die sich auf unser Stadium beziehen, lassen keinen Zweifel, daß seine Eier in ihrer Protoplasmastruktur schlecht erhalten sind. An lebenden und gut konservierten Eiern sieht man die Zellsubstanz von scharf begrenzten kugeligen Hohlräumen verschiedenster Größe durchsetzt (Fig. 7, Taf. XXV), welche Dotterkörper enthalten. Diese Struktur ist an den Eiern Carnoy's bedeutend modifiziert. Die Vakuolen sind nicht mehr kugelig, sondern ganz unregelmäßig, großenteils zusammengeflossen und mit dem Protoplasma gemischt, das undeutlich und fetzig dagegen abgegrenzt ist. Die Zeichnungen machen auf mich den Eindruck, als seien die Eier zum Teil gequetscht, und diese Annahme gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß Carnoy's Figuren, die bei Anwendung von Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 1. gezeichnet sind, größer sind als die meinigen bei Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.

Gerade das in Figur 13 von Carnoy dargestellte Präparat, welches die Kern- und Zellsubstanz völlig gemischt zeigt, gehört zu den am schlechtesten konservierten; dürfen wir dieses aber streichen und etwa von Fig. 11 zu 14 übergehen, so ist im wesentlichen eine Übereinstimmung in unseren Resultaten erzielt.

Wir haben die Kernfigur auf jenem Stadium verlassen, wo zwei opponierte Lappen des unregelmäßig gestalteten Körpers über die anderen das Übergewicht gewonnen haben. Liegen diese beiden bevorzugten Pole in einer zur optischen Achse senkrechten Ebene

(Fig. 11 *b*, 12 *b*), so erhält man das Bild der Kernspindel. Diese Figur ist zunächst noch niedrig, die einzelnen Fasern sind körnig und verschwommen.

Während die Spindel nun an die Oberfläche rückt, ein Prozeß, für den ich nichts entdeckt habe, was sich als ein aktives Moment betrachten ließe, streckt sie sich in der Richtung ihrer Achse sehr bedeutend, die Fasern werden feiner, scharf und homogen (Fig. 14 und 16).

Ein Blick auf die Figuren 14 und 16 lehrt, daß der Ausdruck „Spindel" für unsere Figur sehr wenig entsprechend ist, vor allem deswegen, weil die Enden nicht zugespitzt, sondern gerade abgestumpft sind; die Figur endigt beiderseits nicht in Punkten, den „Polkörperchen", sondern in breiten Platten. Diese machen aber nicht den Eindruck von etwas Selbständigem, sondern von integrierenden Bestandteilen des faserigen Körpers. Jede Platte scheint aus einer einfachen Schicht von Körnern zu bestehen, welche kontinuierlich in die Spindelfasern sich fortsetzen. Sie läßt sich demnach mit gewissen Membranen vergleichen, die in gleicher Weise als verdickte und modifizierte Endknoten eines Reticulums erscheinen, wie wir ja auch für die Membran des Keimbläschens unserer Eier eine solche Struktur als wahrscheinlich erkannt haben. Eine spezifische „Polsubstanz" liegt in unserem Fall gewiß nicht vor.

Unterzieht man die zwischen den beiden Polplatten sich erstreckende Faserung einer sehr sorgfältigen Prüfung, so macht es den Eindruck, als zögen die einzelnen „Spindelfasern" nicht als isolierte Fädchen von einem Pol zum andern, sondern als wären dieselben nur zu fast völligem Parallelismus gestreckte Abschnitte eines Gerüstes. Wenn man ein Gumminetz mit engen Maschenräumen mit zwei entgegengesetzten Seiten an Stäbchen befestigen und diese dann voneinander entfernen würde, so müßte in der Ebene ein Bild entstehen, wie ich körperlich die Struktur der Spindel auffasse. Daß das Ganze ein zusammenhängendes Gerüstwerk ist, dafür sprechen besonders die Ansichten vom Pol, welche die optischen Schnitte der Spindelfasern zugleich als Componenten eines transversalen, freilich viel undeutlicheren, Streifensystems erkennen lassen (Fig. 15 *a*, *b*, *c*).

Die Gesamtform der Figur läßt sich am besten als ein Kompositum aus zwei mit ihren Grundflächen aneinandergefügten symmetrischen Kegelstümpfen beschreiben (Fig. 16). Die beiden durch die Äquatorialebene unterscheidbaren Spindelhälften stoßen

demnach hier mit einer mehr oder weniger scharfen Kante aneinander (Fig. 14 und 16). Der Querschnitt ist nicht rund, sondern annähernd oval, sogar biskuitförmig (Fig. 15), die ganze Figur gegen das umgebende Protoplasma sehr scharf abgegrenzt. Vergleicht man den Querschnitt der fertigen Spindel mit dem der eben erst angelegten (Fig. 11 *a*), so erkennt man, daß die anfänglich unregelmäßig sternförmige Begrenzung desselben sich allmählich (Fig. 12 *a*) abrundet, so daß schließlich nur noch die oben erwähnte transversale Faserung an diesen früheren Zustand erinnert.

Von Protoplasmastrahlung habe ich während der ganzen Richtungskörperbildung keine Spur wahrgenommen. Die Spindel liegt wie ein Fremdkörper im Ei, ohne irgend welche sichtbare Einwirkung auf die Zellsubstanz; auch grenzen die Polplatten nicht selten an Dottervakuolen, was eine Strahlung von vornherein ausschließt.

Diesem negativen Befund stehen die sehr positiven Angaben Carnoy's gegenüber, der Protoplasmastrahlungen von einer Mächtigkeit und Mannigfaltigkeit abbildet, wie sie bei normalen Zellteilungen noch niemals gesehen worden sind. Dagegen kennen wir durch die neuesten Untersuchungen der Brüder Hertwig [1]) zum Teil sehr ähnliche Erscheinungen von Eiern, die unter abnorme Bedingungen gebracht worden waren. Es muß diese Übereinstimmung von vornherein den Verdacht erwecken, daß auch an den Eiern Carnoy's pathologische Prozesse sich abgespielt haben, ehe dieselben abgetötet worden sind, eine Vermutung, die bereits von den genannten Forschern geäußert worden ist. Carnoy unterscheidet drei Arten von Protoplasmastrahlung:

1) asters terminaux, die bekannten, von den Polen ausgehenden Radiensysteme,

2) asters latéraux, die an den chromatischen Elementen ihren Ursprung nehmen,

3) asters accessoires, deren Centra ohne direkte Beziehung zur Spindel im Protoplasma liegen.

Alle drei Arten können zusammen vorkommen, so daß der ganze Eikörper von Strahlensystemen durchsetzt ist. Am konstantesten sind die „asters terminaux", aber auch diese zeigen in dem Grade und in der Art ihrer Ausbildung die größten Schwankungen.

---

1) l. c.

Da die meisten der CARNOY'schen Eier auch in der Kernspindel selbst deutliche pathologische Veränderungen zeigen, die, wie ich unten erörtern werde, zu einer Teilung nicht führen können, so kann es für die „asters latéraux" und „accessoires", die noch niemals bei einer normalen Zellteilung beobachtet worden sind, wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie gleichfalls als krankhaft aufzufassen sind.

Es bliebe also noch die allgemein verbreitete Polstrahlung übrig, und somit immerhin eine beträchtliche Differenz zwischen den CARNOY'schen Figuren und den meinigen. Ich muß mich zunächst gegen die Vermutung verwahren, daß die Protoplasmastrahlung an meinen Eiern nicht erhalten gewesen oder daß sie mir entgangen wäre. Es läßt sich dies durch den Hinweis auf die vorzügliche Konservierung der Spindel und durch den Umstand, daß ich die Polradien auf späteren Stadien, nämlich an den ersten Furchungsspindeln, mit der größten Deutlichkeit wahrgenommen habe, nahezu als ausgeschlossen betrachten. Außerdem aber macht, wie schon oben erwähnt, die Konfiguration des Protoplasmas das Auftreten der Polstrahlung in vielen Fällen unmöglich, dann nämlich, wenn die Polplatten der Spindel ganz oder zum Teil an größere Vakuolen angrenzen. Es zeigt sich in dieser Hinsicht durchaus kein Unterschied zwischen der polaren und seitlichen Begrenzung der Figur, nicht die geringste specifische Beziehung der Pole zur Zellsubstanz. Ich muß demnach für meine Eier die Existenz der Polstrahlung, ja für viele Fälle auch schon die Möglichkeit des Vorkommens derselben in Abrede stellen.

Wie oben für die Entstehung der Spindel, so lasse ich auch hier die Möglichkeit offen, daß bei verschiedenen Individuen der Vorgang unter abweichenden Erscheinungen sich vollzieht, das eine Mal mit, ein anderes Mal ohne Strahlung. Aber auch die Möglichkeit einer Übereinstimmung scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein. Fasse ich die einzelnen in Vorstehendem betrachteten Punkte noch einmal zusammen: Das völlige Fehlen jeglicher Protoplasmastrahlung in allen meinen Präparaten, an deren guter Konservierung zu zweifeln kein Grund vorliegt, das Fehlen derselben an einigen der CARNOY'schen Abbildungen und die außerordentliche Variabilität ihrer Mächtigkeit und Anordnung an anderen, endlich die Thatsache, daß in den Eiern CARNOY's vielfach anderweitige Strahlungen vorliegen, von denen es nicht zweifelhaft sein kann, daß sie pathologisch sind, so scheint mir der Schluß

eine gewisse Berechtigung zu haben: wenn durch die Einwirkung unserer Reagentien im ganzen Bereich des Eikörpers, speciell an der Kernfigur (von den Chromatingruppen ausgehend), überhaupt Protoplasmastrahlungen hervorgerufen werden können, so können solche abnorme Strahlensysteme auch an den Spindelpolen entstehen, wo sie dann als Homologa der sonst bekannten Polsonnen erscheinen; kurz, ich halte es für möglich, daß auch die „asters terminaux" CARNOY's pathologische Bildungen sind.

Es mag bei dem Standpunkt, den wir den Zellstrukturen gegenüber heutzutage einnehmen, vielleicht von geringer Wichtigkeit scheinen, ob an einer Kernspindel Polradien vorkommen oder nicht; allein es wäre doch möglich, daß diese Differenz, mit anderen zusammengehalten, uns über die bei der Zellteilung wirkenden Kräfte einigen Aufschluß gewähren könnte. Aus diesem Grunde habe ich diesen Verhältnissen eine etwas ausführliche Besprechung gewidmet.

Die Lagerung der chromatischen Elemente, wie wir sie bei dem ersten Auftreten der zweipoligen Figur kennen gelernt haben (Fig. 11 und 12), ist in der ausgebildeten Spindel noch genau die nämliche (Fig. 14, 15, 16), dagegen hat ihre Form, wie eine Vergleichung der Fig. 15 mit Fig. 12 lehrt, eine Änderung erfahren. Die beiden Elemente sind beträchtlich kürzer geworden, die vier Unterabteilungen dementsprechend dicker und dichter aneinander geschmiegt; die früher so scharf hervortretende Zusammensetzung der Stäbchen aus chromatinreicheren und -ärmeren Abschnitten ist fast völlig verschwunden. Da um diese Zeit die äußere Perivitellinhülle (Fig. 16) bereits eine beträchtliche Dicke erreicht hat, und demnach das Reagens vielleicht nicht in der gleichen Weise wirken kann wie auf die noch nackten Eier, so ist es nicht ausgeschlossen, daß diese Formdifferenzen künstliche sind. In den meisten Fällen stehen die beiden Elemente mit ihren Achsen einander parallel, so daß man bei gewisser Profilansicht beide von den Enden erblickt und so den Eindruck von je 4 zu einem Quadrat zusammengeordneten chromatischen Körnern erhält, zwei auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene (Fig. 14, 16). Die Polansicht zeigt dann vier parallele Chromatinstäbchen (Fig. 15 *a, b*), je zwei dicht aneinander geschmiegt und durch die beschriebenen Chromatinbrücken miteinander in Verbindung. Die Achsen der Stäbchen können jedoch auch einen beliebigen Winkel miteinander bilden,

(Fig. 15 *c*), so daß man unter Umständen bei seitlicher Ansicht das eine im Querschnitt, das andere im Profil zu sehen bekommt.

Die beiden Elemente liegen in einem gewissen Abstand voneinander, der bei paralleler Stellung der Achsen den Durchmesser eines Elementes stets um etwas übertrifft. Im übrigen fand ich sie stets so gelagert, daß sie nach außen von einer nicht unbeträchtlichen Schicht achromatischer Substanz umhüllt sind, also mit keinem Punkt die Oberfläche der Spindel berühren (Fig. 15). Einige Worte verdient noch die Äquatorialebene der achromatischen Figur. Ich habe schon oben erwähnt, daß hier die Spindel sich zu einer mehr oder weniger scharf hervorspringenden Kante erhebt. Von dieser Stelle, die am optischen Längsschnitt als ein stumpferer oder spitzerer Winkel erscheint, sieht man meist sehr deutlich eine achromatische Linie in äquatorialer Richtung nach innen verlaufen, wo sie an das zunächst gelegene Element sich ansetzt. Dieses Verhalten ist in den Figuren 14 und 16 zu erkennen.

Die geschilderte regelmäßige Anordnung und Lagerung der chromatischen Elemente, von welcher ich an keinem einzigen gut konservierten Ei auch nur die geringste Abweichung gesehen habe, und die für das Verständnis der Teilung von der größten Bedeutung ist, ist Carnoy gänzlich unbekannt geblieben. Die beiden Chromatingruppen sind zwar auch an seinen Abbildungen ungefähr im Äquator der Spindel gelagert; allein die vier Stäbchen, aus denen jede Gruppe besteht, sollen die verschiedensten Lagebeziehungen zu einander einnehmen. In manchen Fällen liegen sie einander parallel und zeigen dann, wenigstens an einigen der Carnoy'schen Abbildungen, ganz die von mir beschriebene Anordnung; meistens aber sind sie ganz regellos durcheinander geworfen, und nun macht jede Gruppe den Eindruck eines unregelmäßig gelappten Körpers, der erst bei genauerer Betrachtung seine Zusammensetzung aus vier Stäbchen erkennen läßt.

Was nun diese Differenz zwischen Carnoy's Befunden und den meinigen betrifft, so halte ich es für völlig sicher, daß seine unregelmäßigen Bilder aus der schlechten Konservierung seiner Eier zu erklären sind. Der gewichtigste Grund für diese Annahme ist wohl der, daß die von mir konstatierte Struktur in der engsten Beziehung zur Teilung steht, daß man die Endstadien, wie sie auch Carnoy abbildet, aus jener unregelmäßigen Anordnung gar nicht erklären kann. Eine Variabilität in dieser Hinsicht scheint mir demnach ausgeschlossen zu sein. Wir haben

weiterhin schon gesehen, daß sowohl das Protoplasma, als auch die Kernspindel an den Präparaten CARNOY's die deutlichsten Anzeichen einer mangelhaften Konservierung aufweisen, wir sind daher auch berechtigt, eine solche Annahme für die chromatische Substanz zu machen, die ja, wie allenthalben konstatiert worden ist, in hohem Grade zu Veränderung neigt. CARNOY selbst berichtet an einigen Stellen seiner Abhandlung, daß die von ihm benutzten Präparationsmethoden die chromatischen Elemente nicht selten alterieren, d. h. noch unregelmäßigere Bilder liefern als diejenigen, welche er abgebildet hat und für normal hält. Unter seinen Zeichnungen finden sich jedoch einige, welche annähernd oder vollkommen mit meinen Präparaten übereinstimmen, wo also die vier Stäbchen zu einem vierseitigen Prisma aneinandergefügt und so in der Spindel gelegen sind, daß zwei Stäbchen auf der einen, die anderen zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene ihren Platz finden. Es sind dies die Figuren 9, 25, 36, besonders aber 20, 31 und 32. Speziell die Figur 31 zeigt genau dasselbe Bild, welches ich regelmäßig erhalten habe. Auch die Figur 19 *a* scheint mir hierher zu gehören, obwohl sie von CARNOY in anderer Weise gedeutet wird. Hier sollen die vier gekrümmten Stäbchen jeder Gruppe einander parallel und in einer Fläche dicht aneinander liegen. Ich glaube dagegen, daß es sich hier um zwei ganz reguläre prismatische Elemente handelt, welche im Profil zu sehen sind, so daß von jedem nur zwei Stäbchen sichtbar werden. Dann ist das, was CARNOY als die Köpfe von vier Stäbchen betrachtet, nichts anderes als die verdickten Körner eines einzigen Stäbchens, welche mit den entsprechenden des anderen durch die oben von mir beschriebenen chromatischen Brücken in Verbindung stehen. So wäre gerade diese scheinbar sehr abweichende Figur, die in ihrer Regelmäßigkeit den Gedanken an eine durch Reagentienwirkung verursachte Verschiebung kaum aufkommen läßt, am besten mit den meinigen in Übereinstimmung.

Die Spindel kann an der Oberfläche des Eies jede beliebige Lage einnehmen. In den allermeisten Fällen steht sie mit ihrer Längsachse in einem Eiradius (Fig. 2 und 3), viel seltener schräg (Fig. 16) oder der Oberfläche parallel. Man könnte nach Analogie anderer Eier vermuten, daß diese wechselnde Lagerung nur verschiedene Entwicklungsstadien repräsentiere, daß schließlich auch hier stets die gleiche Stellung, nämlich die radiale, erreicht werde. Dies ist, wie die folgenden Stadien lehren werden, nicht der Fall. Allein wenn auch, infolge dieser verschiedenen Stellung der Spindel,

die Ablösung des ersten Richtungskörpers variiert, ja sogar ganz unterdrückt werden kann, so vollzieht sich doch die Kernteilung stets genau in der gleichen Weise als typische Karyokinese.

Wir gelangen damit zu dem entscheidenden Punkt des ganzen Vorgangs, zu dem Modus der Teilung. Ich halte es für zweckmäßig, zuerst meine Beobachtungen über die Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers im Zusammenhang vorzutragen und dann von diesem Standpunkt aus die Darstellungen SCHNEIDER's, NUSSBAUM's und CARNOY's einer Besprechung zu unterziehen.

Hat die Spindel ihre definitive Lage, in der die Teilung vor sich gehen wird, erreicht, so erleidet sie eine sehr auffallende Rückbildung, die erstens in einer Verkleinerung aller ihrer Dimensionen und zweitens in einem völligen Verschwinden der Faserung besteht (Figur 17). Die Längsachse der achromatischen Figur wird auf etwa die Hälfte ihres Betrages vermindert. Steht die Spindel radial (Fig. 17), so behält die äußere Polplatte ihre Lage an der Oberfläche des Eies bei, die innere wird ihr genähert. Die Polplatten selbst bewahren, soweit sich dies bei der Variabilität der einzelnen Figuren ermessen läßt, ihren früheren Durchmesser. Stets verschwindet die scharfe Kante, mit welcher die beiden Spindelhälften im Äquator zusammenstoßen, die seitliche Spindelbegrenzung rundet sich ab zu einer von der einen Polplatte zur andern ziehenden konvexen Kontur, welche der ganzen Masse ungefähr die Form einer Tonne verleiht. Mit dieser Änderung ist eine Verkürzung des äquatorialen Durchmessers verknüpft, welche in der Regel zu einer dichteren Aneinanderlagerung der beiden chromatischen Elemente führt. Hand in Hand mit der Verkleinerung der Spindel geht das Verschwinden der faserigen Differenzierung, von der schließlich keine Spur mehr zu entdecken ist; die Kernsubstanz sieht entweder gleichmäßig granuliert oder ganz homogen aus, Unterschiede, die vielleicht in einer verschiedenen Wirkungsweise des Reagens ihren Grund haben. Stets aber ist die Kernsubstanz aufs deutlichste von der Zellsubstanz zu unterscheiden und scharf gegen diese abgegrenzt. Der ganze Prozeß dieser Rückbildung muß sich sehr rasch vollziehen, da auf Hunderte von fertigen Spindeln nur einige wenige in dem beschriebenen Stadium angetroffen werden. Sobald er vollendet ist, scheint auch sofort die Spaltung der chromatischen Elemente zu beginnen; wenigstens habe ich nicht eine einzige homogen gewordene Kernfigur gesehen,

an der nicht die ersten Spuren einer Trennung der Tochterelemente vorhanden gewesen wären.

Die Teilung der chromatischen Elemente ist eine Längsspaltung, die durch die beschriebene Struktur derselben bereits vorgebildet, und deren Richtung durch die Lagerung der Elemente gekennzeichnet ist. Sie erfolgt so, daß die auf der äußeren Seite der Äquatorialebene gelegene Hälfte eines jeden Elements nach dem äußeren, die andere nach dem inneren Pol sich bewegt (Fig. 17 bis 20).

Ich habe diesen Prozeß an einer Reihe gleicher und aufeinanderfolgender Stadien mit solcher Sicherheit konstatieren können, daß jeder Zweifel ausgeschlossen ist.

Jede Tochterplatte besteht, wie sich aus dem Teilungsmodus ergiebt, aus zwei Doppelstäbchen, die in einer Ebene liegen und auch während ihrer Wanderung zu den Polen in einer Ebene verbleiben. Die Bilder, die man erhält, sind demnach, wie die der Äquatorialplatte, sehr regelmäßige. Lagen, wie es ja meistens der Fall ist, die Achsen der beiden Elemente einander parallel, so erhält man bei gewisser seitlicher Ansicht zwei mehr oder weniger weit voneinander entfernte parallele Reihen von je vier Kugeln (Fig. 18, 19, 20), je zwei einer Reihe dicht nebeneinander und durch ein feines Chromatinfädchen miteinander verbunden. Die Ansicht vom Pol ist von der der Äquatorialplatte nicht zu unterscheiden, nur durch die Einstellung läßt sich, wenn die Teilung bereits vorgeschritten ist, erkennen, daß zwei parallele Platten untereinander liegen. Der Querschnitt der Spindel wird, wie wir gesehen haben, vom Aquator gegen die Pole zu successive kleiner. Diesem verminderten Raum müssen sich die Tochterelemente jeder Seite anbequemen und rücken infolgedessen immer näher aneinander (Fig. 19, 20, 21), so daß auf vorgeschritteneren Stadien bei der seitlichen Betrachtung die vier Kugeln jeder Reihe dicht aneinander liegen, und deshalb die paarweise Zusammengehörigkeit derselben oft kaum mehr hervortritt.

Während sich die beiden aus einem Element hervorgegangenen Tochterelemente voneinander entfernen, sieht man zwischen beiden noch lange feine chromatische Fädchen ausgespannt (Fig. 18, 19, 25, 27 Taf. I, Fig. 47 Taf. XXVI). Es sind dies die oben besprochenen Chromatinbrücken, welche beim Auseinanderweichen der Tochterplatten nicht sofort unterbrochen, sondern gedehnt werden, bis sie endlich durchreißen, und die jedem Tochterelement anhängende

Portion in dieses eingezogen wird. Während wir solche Brücken auf früheren Stadien nur zwischen den Stäbchen benachbarter Kanten des Prismas konstatieren konnten, lassen sie sich jetzt in gekreuztem Verlauf auch zwischen opponierten Kanten nachweisen (Fig. 18 Taf. XXV, Fig. 47 Taf. XXVI).

Die sichtbaren Veränderungen der achromatischen Figur während des Teilungsprozesses bestehen wesentlich darin, daß der Raum zwischen den beiden Tochterplatten heller wird und daß in demselben nun eine neue faserige Anordnung auftritt, welche von einer Tochterplatte zur andern zieht. So entstehen die achromatischen „Verbindungsfasern“, die, je länger sie infolge der allmählichen Entfernung der Tochterplatten voneinander werden, um so deutlicher hervortreten (Fig. 19, 20, 25 etc.), wenigstens im Bereich der chromatischen Elemente selbst, während nach außen meist nur eine verschwommene körnige Streifung zu sehen ist.

Die äußere Tochterplatte scheint stets bis dicht an die äußere Polplatte heranzurücken (Fig. 20, 28); man ist häufig nur noch imstande, eine feine achromatische Kontur nach außen von derselben zu entdecken. Dagegen habe ich zwischen innerer Pol- und Tochterplatte in der Regel noch einen relativ beträchtlichen Abstand konstatieren können (Fig. 20, 21).

Um den Modus der Abtrennung des ersten Richtungskörpers, der etwas variabel ist, erläutern zu können, muß ich vorher mit einigen Worten der Umwandlungen gedenken, welche die Zellsubstanz bis zu diesem Stadium durchgemacht hat. Die äußere Perivitellinschicht hat um diese Zeit ihre definitive Dicke erreicht; die Membran der Eizelle liegt derselben, wenn nicht eine Schrumpfung erfolgt ist, dicht an, ist aber stets deutlich davon zu unterscheiden. Das anfänglich ziemlich gleichmäßig verteilte Protoplasma hat sich gegen das Zentrum des Eies, welches jetzt vom Spermatozoon eingenommen wird, zusammengezogen, die homogene Substanz der Protoplasmavakuolen ist an die Peripherie gerückt und bildet hier unter der Eimembran eine ziemlich mächtige Schicht (Fig. 3, 16), nur noch von spärlichen Protoplasmasträngen durchsetzt, welche die Membran mit dem zentralen Protoplasma verbinden. Die Kernfigur, die in den meisten Fällen mit ihrer Achse genau oder annähernd in einen Eiradius fällt und mit ihrer äußeren Polplatte die Eimembran berührt, ist, wenigstens in ihrer äußeren Hälfte, von dieser homogenen Substanz umgeben. In den meisten Fällen nun, die mir zur Beobachtung gekommen sind, findet in dem Stadium der Wanderung der Tochterplatten gegen

ihre Pole ein Zufluß von Protoplasma gegen die Kernfigur statt (Fig. 20, 21), diese erfährt im Bereich der Verbindungsfasern eine leichte zirkuläre Einschnürung, und nun erscheint zwischen den beiden Tochterplatten, meist der äußeren etwas genähert, eine nach innen konvexe körnige Scheidewand, eine „Zellplatte", welche die äußere Tochterplatte mit einem Teil der Kern- und Zellsubstanz als ersten Richtungskörper abtrennt (Fig. 21, 22).

Schon nach kurzer Zeit scheint dieser nur noch aus den chromatischen Elementen zu bestehen, da die abgelösten Teile des Protoplasmas und der achromatischen Kernsubstanz alsbald homogen werden und sich so der Wahrnehmung fast völlig entziehen (Fig. 23, 24). Steht die Spindel schief zur Oberfläche (Fig. 16, 25, 26), so erfolgt der Prozeß wesentlich in der gleichen Weise; nur muß in diesem Fall die Zellplatte tiefer in das Eiinnere vorspringen, der Richtungskörper wird gewissermaßen aus dem Ei herausgeschält. Bei rein querer Lagerung der Spindel, bei der die Tochterplatten in ganz normaler Weise gebildet werden, kommt er in der Regel nicht zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, eine Erscheinung, auf die ich unten eingehend zurückkommen werde. Nur ein einziges Ei mit quer gestellter Spindel ist mir zur Beobachtung gekommen, an dem eine Abtrennung wenigstens möglich erscheint. Dieses Ei ist in Figur 27 *a, b* dargestellt. Dasselbe hat eine Kontraktion in der Weise erfahren, daß an einer beschränkten Stelle eine tiefe Bucht entstanden ist, welche es ermöglicht, daß die eine Polplatte der Spindel direkt an die Eioberfläche angrenzt. Freilich ist es nicht ausgeschlossen, daß hier eine künstliche Schrumpfung vorliegt.

Neben dem beschriebenen Teilungsmodus, bei welchem der erste Richtungskörper sehr klein ausfällt (Fig. 21, 22), findet sich seltener ein zweiter, der in den Figuren 28 bis 31 wiedergegeben ist. Hier findet zunächst keine Beteiligung der Zellsubstanz statt; die in der peripheren homogenen Substanz suspendierte Kernfigur erfährt eine vollkommene Durchschnürung zwischen den beiden Tochterplatten (Fig. 28, 29, 30), die äußere Hälfte legt sich platt an die Membran des Eies an, die innere wird in das dichte Protoplasma zurückgezogen. Die Kernteilung ist also völlig vollendet, die beiden Tochterkerne sind bereits ziemlich weit voneinander entfernt, ehe eine Zellteilung eintritt. Diese nun vollzieht sich dadurch, daß sich die peripheren Protoplasmastränge völlig rückbilden und eine neue Zellmembran um den kontrahierten Protoplasmakörper erscheint (Fig. 31), welche somit die periphere

homogene Substanz als „innere Perivitellinschicht" gewissermaßen als einen Bestandteil des ersten Richtungskörpers mit abtrennt. In diesen Fällen erhält der erste Richtungskörper nicht nur einen sehr großen Abschnitt der alten Eimembran, sondern auch nicht selten eine nicht unbeträchtliche Menge von Zellsubstanz (Fig. 31). Allein auch ein solcher besser ausgestatteter Richtungskörper ist nicht-lebensfähig, schon nach kurzer Zeit ist derselbe vollkommen homogen geworden.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden etwas verschiedenen Arten der Zellteilung besteht nicht; wir werden sehen, daß es sich auf späteren Stadien durchaus nicht mehr erkennen läßt, wie der Prozeß vor sich gegangen ist.

Da die im Ei verbleibende Tochterplatte nach innen zu noch von einer beträchtlichen Menge von achromatischer Kernsubstanz überlagert ist, während die äußere direkt an ihre Polplatte heranrückt, da ferner die Zellplatte, welche die Ablösung des ersten Richtungskörpers einleitet, in der Regel die Verbindungsfasern nach außen von ihrer Mitte durchschneidet (Fig. 22), so bleibt die Hauptmasse der achromatischen Kernsubstanz im Ei. Nach außen von den chromatischen Elementen bewahrt sie noch eine Zeit lang ihre Streifung (Fig. 22, 23, 30) und die von der Durchschnürung herrührende Kegelform, so daß man auf den Gedanken kommen könnte, diese Struktur bilde zugleich die Anfänge der zweiten Richtungsspindel. Dies ist jedoch nicht der Fall. Während die Kernsubstanz sich allmählich tiefer in das Protoplasma zurückzieht, verliert sich die Streifung im äußeren Abschnitt, die beiden chromatischen Elemente sind, annähernd in der gegenseitigen Lagerung, wie sie aus der Teilung hervorgegangen sind, ringsum von einem gleichmäßig granulierten Hof umgeben, der an die achromatische Substanz des Keimbläschens erinnert, und, zwar unregelmäßig, aber doch ziemlich scharf gegen die umgebende Zellsubstanz abgegrenzt ist (Fig. 24, 31, 32).

Nussbaum giebt in seiner ersten Abhandlung an, daß sich nach der Bildung des ersten Richtungskörpers der Kern rekonstruiere, und bildet dieses Verhalten in Fig. 31, Taf. X ab. Es fragt sich, was man unter Kernrekonstruktion verstehen will. Soll damit ausgedrückt werden, daß die im Ei verbleibende Hälfte der ersten Spindel nicht unmittelbar in die zweite Spindel übergehe, sondern die faserige Differenzierung vorher gänzlich rückgebildet werde, so muß ich Nussbaum zustimmen. Allein man versteht doch sonst unter Kernrekonstruktion etwas anderes, nämlich die Verteilung

der chromatischen Elemente im Kernraum zur Bildung eines Gerüstes. Dieser Vorgang aber fehlt bei Ascaris megalocephala sicher, die chromatischen Elemente erleiden nicht die geringste Umwandlung in dieser Richtung; wie sie aus der ersten Spindel hervorgehen, so treten sie in die zweite ein. Dies läßt sich auch aus der Zeichnung NUSSBAUM's ersehen. Auffallend an dieser Figur ist mir nur die kugelige Form der achromatischen Substanz, die an meinen Präparaten niemals zu sehen war. Allein wenn die Zeichnung NUSSBAUM's auch dem lebenden Zustand entspricht, so ändert dies nichts an der Behauptung, daß eine Kernrekonstruktion in dem oben bezeichneten Sinn nicht stattfindet.

Die zweite Spindel habe ich stets in der gleichen Weise sich ausbilden sehen, nämlich so, daß zuerst der nach der Peripherie gekehrte Abschnitt der achromatischen Substanz sich zu einem abgestumpften Kegel erhebt und deutlich faserig wird, während der nach innen von den chromatischen Elementen gelegene Teil sich noch gar nicht verändert (Fig. 33). Erst später erleidet er die gleiche Umwandlung, wobei er jedoch in seiner Ausbildung dem äußeren noch längere Zeit nachsteht (Fig. 34—36).

Die chromatischen Elemente zeigen während der Entstehung der zweiten Spindel noch immer die gleiche gegenseitige Lagerung, die sie als Tochterplatten der ersten Spindel eingenommen haben, d. h. sie liegen noch immer annähernd in einer Ebene. Diese Ebene wird zur Äquatorialebene der zweiten Richtungsspindel, oder mit anderen Worten, die neuen Pole richten sich nach der Lage der chromatischen Elemente. Dieses Verhalten ist bemerkenswert, da wir sonst umgekehrt die Spindelpole als das Primäre finden, die chromatischen Elemente aber erst sekundär in eine bestimmte Stellung zu diesen Punkten treten.

Die zweite Spindel stimmt, wenn sie völlig ausgebildet ist, in Form und Größe mit der ersten überein. Da bei der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers die achromatische Kernsubstanz eine Verminderung erfahren hat, so muß man wohl annehmen, daß dieser Verlust durch Bestandteile der Zellsubstanz ersetzt worden ist. An allen meinen Präparaten fällt die Achse der zweiten Spindel mit einem Eiradius zusammen. In der Regel rückt dieselbe von der Stelle, wo der erste Richtungskörper abgetrennt worden ist, mehr oder weniger weit ab, ob durch Wanderung im Protoplasma oder durch eine Drehung des ganzen Eies, konnte ich nicht ermitteln.

Schon zur Zeit, wo die innere Hälfte der Spindel noch nicht

vollkommen der äußeren gleicht, macht sich eine Änderung in der Lage der chromatischen Elemente bemerkbar. Während die durch die beiden Stäbchen eines jeden Elements bestimmte Ebene anfänglich auf der Spindelachse senkrecht steht (Fig. 33, 34), dreht sich das Element nun so lange um seine Längsachse, bis diese Ebene zur Spindelachse parallel gerichtet ist, also um 90°, wodurch jedes der beiden Stäbchen einem andern Pol zugekehrt wird. Diesen Vorgang kann man in allen Stadien verfolgen (Fig. 35—39). Die Drehung erfolgt bei beiden Elementen bald im gleichen, bald im entgegengesetzten Sinn, häufig ist das eine dem anderen voraus, und nicht selten findet man das eine noch in seiner ursprünglichen Lage, wenn das andere seine Bewegung bereits vollendet hat.

Das schließliche Resultat ist jedoch immer das gleiche: die Kernelemente liegen so, daß, wenn man sich die Spindel in der Äquatorialebene durchschnitten denkt, von jedem Element das eine Stäbchen in der einen, das andere in der anderen Hälfte seinen Platz hat. Meistens sind die beiden Elemente mit ihrer Längsachse einander parallel gerichtet (Fig. 39), doch können sie auch senkrecht zu einander stehen (Fig. 40). Sieht man im ersteren Fall die Spindel im Profil und zwar so, daß die beiden Elemente zur optischen Achse senkrecht stehen, so läßt sich die zweite Richtungsspindel von der ersten in gleicher Lage nicht unterscheiden (vrgl. die einander nicht völlig entsprechenden Figuren 26 und 41).

Der ganze Teilungsprozeß erfolgt nun genau wie das erste Mal: die Spindel verkleinert sich (Fig. 41, 42, 43), die Streifung wird undeutlich, wenn sie auch nicht so vollständig verschwindet, wie in der ersten Spindel, von jedem Element wird die eine Hälfte, ein einfaches Stäbchen, zur inneren, die andere zur äußeren Polplatte geführt.

Wir haben oben gesehen, daß manchmal die innere Perivitellinhülle gleichzeitig mit dem ersten Richtungskörper und gleichsam als dessen Zellsubstanz dadurch abgeschieden wird, daß nach innen von derselben eine neue Zellmembran sich ausbildet; daß dagegen in der Mehrzahl der Fälle nur ein ganz kleines Stück Zellsubstanz mit der äußeren Kernhälfte abgelöst wird. In diesem Fall berührt die Eimembran noch zu einer Zeit, wo die zweite Richtungsspindel sich ausbildet, die äußere Perivitellinhülle; nur die Stelle, wo der erste Richtungskörper seine Lage hat, zeigt eine kleine Dälle. Die homogene Substanz, welche bei dem zuerst er-

wähnten Verlauf schon seit längerer Zeit das Ei als „innere Perivitellinhülle" umgiebt (Fig. 5, Taf. XXV), bleibt hier von spärlichen Protoplasmasträngen durchsetzt in der Peripherie des Eileibes liegen, und die zweite Richtungsspindel liegt anfänglich in dieser Schicht. Ich habe jedoch diesen Zustand niemals bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers persistieren sehen, sondern allmählich zieht sich die Eimembran von der äußeren Perivitellinhülle zurück, wobei eine entsprechende Menge homogener Substanz als innere Hülle austreten muß. Vor der Ablösung des zweiten Richtungskörpers ist diese Kontraktion so weit vollendet, daß die innere Perivitellinschicht der an anderen Eiern auf einmal abgelösten an Mächtigkeit gleichkommt. Auf diesem Stadium läßt sich nicht mehr entscheiden, wie der Prozeß vor sich gegangen ist.

Das Protoplasma hat von jetzt an ein viel dichteres Gefüge; es läßt sich deutlich als ein Gerüstwerk von körnigen Fäden erkennen, das in eine homogene Grundsubstanz eingelagert ist. Gegen das Zentrum des Eies, um das hier liegende Spermatozoon herum, wird die Protoplasmastruktur successive dichter, so daß die zentralsten Partien wie grob granuliert erscheinen.

Nachdem die Tochterelemente der zweiten Spindel die Polplatten nahezu erreicht haben, wobei die zwischen denselben liegende Kernsubstanz zu deutlichen Verbindungsfasern umgebildet worden ist (Fig. 42, 43), erscheint dicht unter der äußeren Tochterplatte eine zuerst körnige Membran (Fig. 44, 45, 46), welche ein kleines Segment des Eies als zweiten Richtungskörper abgrenzt. Die Verbindungsfasern, welche von der Peripherie gegen das Zentrum zu entweder aufgelöst werden oder sich dem Retikulum der Zellsubstanz anschließen, lassen sich noch eine Zeitlang durch die Membran hindurch verfolgen (Fig. 45, 46), bis sie schließlich gänzlich verschwinden.

Die beiden im Ei gebliebenen Stäbchen umgeben sich alsbald mit einem hellen Hof und fangen durch Aussenden von Fortsätzen an, sich in das Gerüst des „Eikerns" umzuwandeln, wovon im nächsten Heft die Rede sein soll.

Wir können nun daran gehen, die Resultate Schneider's, Nussbaum's und Carnoy's, soweit dies noch nicht geschehen ist, einer Prüfung zu unterziehen.

Schneider bildet in seiner Fig. 6 (Taf. I) eine normale erste

Richtungsspindel bei seitlicher Ansicht ab, in welcher die Achsen der beiden chromatischen Elemente annähernd in eine Gerade fallen, in Fig. 7 eine tangential gestellte Spindel vom Pol. Die Zusammensetzung eines jeden chromatischen Elements aus vier Unterabteilungen hat er nicht erkannt, obgleich die beiden citierten Figuren Spuren davon wahrnehmen lassen. Fig. 8 und 9 zeigen uns rückgebildete, aber deutlich begrenzte Spindeln, etwa meinen Figuren 17 und 18 entsprechend, Stadien, welche sowohl NUSSBAUM als CARNOY entgangen sind. Von der Teilung der offenbar schlecht konservierten chromatischen Elemente ist keine Abbildung vorhanden. SCHNEIDER gibt nur (pag. 7) an, daß der halbe Keimfleck, worunter die chromatischen Elemente zu verstehen sind, in den Richtungskörper übergehe. Fig. 10 endlich zeigt den ersten Richtungskörper abgetrennt und die zweite Richtungsspindel in Bildung begriffen, die freilich von SCHNEIDER für den Eikern im Beginn der Furchung gehalten wird.

Gegen diese Beobachtungen SCHNEIDER's bezeichnet die Darstellung NUSSBAUM's entschieden einen Rückschritt. Liest man nur, was NUSSBAUM auf Seite 168 über die Richtungskörperbildung sagt, so möchte man glauben, es sei alles in schönster Ordnung. Hier heißt es: „Die im Anfang in der Mitte der Spindel gruppierten dicken vier Fadenbogen werden der Länge nach gespalten; je vier rücken nach den Polen der Spindel.“ Das ist eine kurze Beschreibung einer regulären karyokinetischen Teilung. Betrachtet man dagegen die Abbildungen, so bekommt man von diesem Verlauf nichts zu sehen als die angeblichen Endstadien, was freilich nicht zu verwundern ist, da der Prozeß sich ganz anders vollzieht. In Fig. 28 zeichnet NUSSBAUM ein Keimbläschen, in welchem man die beiden chromatischen Elemente, das eine vom Ende, das andere etwas verschwommen im Profil erblickt, etwa meiner Fig. 7 entsprechend. Fig. 29 zeigt uns die Umbildung zur ersten Spindel; die beiden Elemente, jedes durch vier Punkte deutlich gekennzeichnet, liegen annähernd im Äquator, aber noch nicht ganz in ihrer definitiven Stellung. Von den „dicken vier Fadenbogen“, welche anfangs in der Mitte der Spindel gruppiert sein sollen, ist nichts zu sehen. Das nächste abgebildete Stadium zeigt uns gleich je vier Elemente an den Enden einer gekrümmten Spindel. So faßt wenigstens NUSSBAUM dieses Bild auf. Thatsächlich aber stellt dasselbe eine pathologisch veränderte Spindel mit Äquatorialplatte dar, wie auch die Figuren 32, 33 und 34, Bilder, die wir, richtig gedeutet, bei CARNOY wiederfinden werden. Was

Nussbaum als die äquatoriale Umbiegungsstelle einer geknickten Spindel betrachtet, das ist in Wahrheit der eine Spindelpol; die Spindel hat sich der Länge nach in zwei Hälften gespalten, die an diesem Pol in Zusammenhang geblieben sind oder doch dicht nebeneinander liegen, während sich die anderen Enden voneinander entfernt und ihre Fixierung verloren haben. Die angeblichen Tochterplatten sind die beiden vier- oder zweiteiligen chromatischen Elemente der Äquatorialplatte, je nachdem wir es mit der ersten oder zweiten Spindel zu thun haben. Es ist hieraus ohne weiteres verständlich, daß Nussbaum von dem behaupteten Entwicklungsgang weder frühere Stadien, welche die Wanderung der Tochterelemente vom Äquator zu diesem scheinbaren Pole enthielten, noch spätere, welche die Ausbildung der Richtungskörper derselben, zeichnen konnte. Den gleichen Irrtum weisen die Abbildungen der zweiten Abhandlung auf; auch hier sind die angeblichen Spindeln mit Tochterplatten nichts anderes als verdrehte Spindeln mit Äquatorialplatte.

Bessere Resultate scheint Nussbaum bei Sublimatbehandlung erhalten zu haben, wenn er pag. [illegible] der zweiten Abhandlung sagt, daß [illegible] Reagens das Stadium überliefert habe, in welchem die mittlere ungemein zierlich gestaltete Spindel sich [illegible] und wieder in einen [illegible] einstellt. „Die mittleren Spindelfasern bleiben von da bis fast zur völligen Abschnürung des Richtungskörpers als radial zur Eioberfläche gestellte Striche sichtbar, an deren Polen sich die färbbaren Elemente befinden." Hier beschreibt Nussbaum ohne Zweifel das wirkliche Endstadium der Teilung, entsprechend meinen Figuren [illegible] und [illegible]. Abbildungen hiervon sind jedoch nicht vorhanden; besonders aber scheint der entscheidende Punkt, Stadien der Wanderung der Tochterplatten zu den Polen, auch hier nicht konstatiert worden zu sein.

Denn daß die von Nussbaum beschriebenen Endstadien nicht ohne allen Zweifel eine typische Karyokinese voraussetzen, das beweist uns Carnoy, der die gleichen Bilder in ganz anderer Weise entstehen läßt. Wir haben Carnoys Beschreibung bis zur fertig ausgebildeten ersten Spindel [illegible], wenn seine Figuren, abgesehen von den [illegible] und von der Struktur der beiden Chromatingruppen mit den meinigen übereinstimmen. Auch die chromatischen Elemente zeigen, wie wir gesehen haben, in einigen seiner Abbildungen die von mir konstatierte regelmäßige Anordnung. Carnoy stellt auf Seite [illegible] den Satz auf, daß die Spindel vom Anfang ihres Auftretens an der Länge nach aus zwei

Hälften zusammengesetzt sei, deren jede eine Chromatingruppe enthält, und die meist von Anfang an durch einen bei seitlicher Ansicht spindelförmigen hyalinen Raum von einander getrennt sind, während sie an den Polen noch mit einander in Zusammenhang stehen. Dieses Verhalten bildet die Einleitung zu dem von CARNOY behaupteten Teilungsmodus und ist deshalb besonders zu beachten. Die Zweiteilung der Spindel in Beziehung zu den chromatischen Elementen ist auch an meinen Präparaten zum Teil in der Weise ausgedrückt, daß die achromatische Figur im Querschnitt zwischen den beiden Elementen biskuitförmig eingeschnürt erscheint (Fig. 15). Niemals jedoch habe ich an Eiern, die im übrigen normal waren, hier eine völlige Kontinuitätsunterbrechung gefunden; stets war der ganze zwischen den Chromatinelementen gelegene Raum, wenn auch in geringerer Mächtigkeit, von Spindelfasern durchzogen (Fig. 14, 16). Ich erblicke deshalb in den von CARNOY beschriebenen zweiteiligen Figuren die ersten Andeutungen zu einer krankhaften Veränderung, die sich nun immer mächtiger ausbildet und von CARNOY für die normale Weiterentwickelung gehalten wird.

„Wir haben soeben gesehen", heißt es auf Seite 25, „daß die Chromatinstäbchen ihre Lage im Aquator beibehalten. Nichtsdestoweniger entfernen sich die beiden Gruppen voneinander, nämlich seitlich in der Richtung ihrer Verbindungslinie, wobei jede ihre Spindelfasern mit sich nimmt und sich manchmal sehr weit von der Achse der ursprünglichen Figur entfernt." Ist der hierdurch auf die Polplatten ausgeübte Zug genügend, so reißt die Spindel an einem Pol auseinander. Die Polplatte zerfällt in zwei oder mehr Stücke, auch auf der anderen Seite kann eine Zerreißung eintreten. So entstehen, wie ein Blick auf die CARNOY'schen Tafeln lehrt, die allermannigfaltigsten Bilder; von jener Gesetzmäßigkeit, die wir sonst bei der Kernteilung zu sehen gewohnt sind, ist hier keine Rede mehr. Zum Teil stimmen die Figuren mit den von NUSSBAUM abgebildeten überein, so Fig. 42 und 83, wie schon CARNOY hervorhebt.

CARNOY wundert sich darüber, daß weder VAN BENEDEN, noch NUSSBAUM von seinen „offenen Spindeln" und deren Spaltungen berichten. Es hätte ihn jedoch diese Thatsache neben manchen anderen auf den Gedanken bringen können, daß er es hier mit Kunstprodukten zu thun hat.

Während der genannten Umbildungen, wobei auch die schon oben besprochenen mannigfaltigen Protoplasmastrahlungen zur

Ausbildung kommen, ist die karyokinetische Figur an der Oberfläche des Eies angekommen. Nun erleidet sie eine völlige Rückbildung: die ganze achromatische Figur, Spindelfasern und Strahlungen verschwinden, meist ohne die geringste Spur zurückzulassen, die beiden Chromatingruppen liegen, gerade wie vor Ausbildung der Spindel, direkt in gewöhnlicher Zellsubstanz. Damit ist für CARNOY die Kernteilung vollendet. Nach einiger Zeit, während welcher sich die beiden Gruppen unter Umständen einander wieder mehr genähert haben, tritt zwischen ihnen eine neue, sie verbindende Streifung auf, „eine Art von Verbindungsfasern", CARNOY's fuseau de séparation. Gleichzeitig ordnen sich die Stäbchen der beiden Gruppen zu zwei parallelen Platten von je vieren und erwecken so den Eindruck von Tochterplatten. Die äußere derselben wird mit einem Teil der Zellsubstanz als erster Richtungskörper abgetrennt.

Das Resultat des Vorgangs ist also dies: Eine der beiden aus je vier Stäbchen bestehenden Chromatingruppen (tache de WAGNER) wird ganz und wie sie von Anfang an bestanden hat, ausgestoßen, während die andere im Ei verbleibt.

Diese letzteren vier Stäbchen liegen zunächst frei im Protoplasma. Die erste Vorbereitung zur Bildung des zweiten Richtungskörpers besteht darin, daß sich dieselben in zwei Gruppen von je zwei Stäbchen sondern. Weitere Veränderungen (Teilung) gehen nicht an ihnen vor. Nachdem die zwei neuen Gruppen eine gewisse Entfernung voneinander erreicht haben, erscheint mit ihrer Achse senkrecht zur Verbindungslinie derselben die zweite Spindel. Wie das erste Mal finden sich offene Spindeln und eine noch reichere Ausbildung der Protoplasmastrahlung. Die beiden lateralen Spindelhälften können entweder vereint bleiben oder auseinander weichen, wobei die mannigfaltigsten Bilder entstehen. Die beiden Chromatingruppen, im Äquator gelegen, wobei die beiden Stäbchen einer jeden in verschiedener Weise orientiert sein können, erleiden keine Veränderung.

Nachdem die komplizierte achromatische Figur eine Zeit lang bestanden hat, verschwindet sie vollständig, die beiden Chromatingruppen liegen wie das erste Mal direkt im Protoplasma, und wie dort, so wird auch hier die eine, wie sie ist, nachdem verbindende Fasern aufgetreten sind, vom Ei als zweiter Richtungskörper abgeschnürt.

Das Wesen der Eireifung ließe sich also mit CARNOY in die Worte zusammenfassen: es wird der eine Keimfleck ganz und von dem anderen die Hälfte aus dem Ei entfernt.

Carnoy betrachtet diesen Teilungsmodus als Karyokinese; denn wenn sich derselbe auch in vielen Punkten von der gewöhnlichen Teilung entferne, so sei ja überhaupt der karyokinetische Prozeß den mannigfaltigsten Variationen unterworfen: „les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun d'eux n'est essentiel". Allein es steht sehr schlimm um diese Lehre, wenn wir die Zuverlässigkeit ihrer sonstigen Stützen nach der Richtigkeit des hier mit so großer Ausführlichkeit und Sicherheit vorgetragenen Entwicklungsganges beurteilen dürfen.

Der von Carnoy behauptete Verlauf weicht so sehr von dem von mir beschriebenen ab, daß vielleicht Zweifel entstehen könnten, ob es wirklich das gleiche Objekt ist, welches uns beiden vorgelegen hat. Die Übereinstimmung vieler unserer Figuren, vornehmlich was die Anordnung des Chromatins betrifft, dürfte zwar von vornherein geeignet sein, solche Zweifel zu verscheuchen. Für die erste Richtungsspindel habe ich bereits einige der Carnoy'schen Abbildungen als den meinigen vollkommen entsprechend zitiert; völlig übereinstimmend mit meinen Präparaten sind ferner die Teilungsstadien der Fig. 56, 57, 62, annähernd die Fig. 66, 67 und 68, endlich die meisten Figuren der zweiten Richtungsspindel, jedoch nur in bezug auf die chromatische Substanz.

Ist es schon im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß die gleichen Bilder zwei ganz verschiedenen Entwicklungsarten angehören sollten, so läßt sich überdies die Unrichtigkeit des von Carnoy behaupteten Verlaufs aus seinen eigenen Tafeln beweisen.

Das kurze Schema, auf welches sich jede karyokinetische Teilung im Tier- und Pflanzenreich bis jetzt zurückführen läßt, ist gegeben: 1) in der Ausbildung einer parallelfaserigen Figur von Spindel- oder Tonnenform, 2) in der Lagerung des chromatischen Kernmaterials, soweit dessen Menge dies zuläßt, im Äquator der achromatischen Figur, 3) in der Spaltung einer jeden der chromatischen Portionen in zwei Hälften, von denen jede gegen einen anderen Pol geführt wird.

Mit diesem Entwicklungsgang stimmt der Carnoy'sche in den ersten zwei Punkten völlig überein; der dritte dagegen würde bei ihm ganz anders lauten, oder vielmehr, er würde ganz hinwegfallen, indem die Chromatinstäbchen schon längst in zwei Gruppen gesondert sind, von denen jede für sich die Grundlage eines der beiden Tochterkerne darstellen soll. Was bei der gewöhnlichen Karyokinese als das Resultat der komplizierten Prozesse erscheint,

die Trennung des Chromatins in zwei Hälften, das ist bei dem Carnoy'schen Verlauf bereits im ruhenden Keimbläschen vorhanden.

Auf Seite 47 ruft Carnoy, nachdem er die mannigfach gespaltenen Spindeln und die Protoplasmastrahlungen besprochen hat, aus: „Quel travail que celui de la cinèse!“ — „Und doch, möchte man hinzufügen, führt diese Arbeit zu nichts.“ Man betrachte z. B. die Figuren 64 und 94, die eine vor der Bildung der zweiten Richtungsspindel, wo die vier im Ei zurückgebliebenen Stäbchen noch direkt im Protoplasma liegen und bereits zu zwei Gruppen auseinandergerückt sind, die andere, wo die zweite Spindel mit ihren Strahlungen in Rückbildung begriffen ist. Zwischen diesen beiden Bildern liegt die ganze, durch 30 Figuren repräsentierte „Arbeit“, und doch unterscheiden sie sich, wenn in Fig. 94 die Spindel völlig verschwunden sein wird, wie es nach Carnoy eintritt, in keinem einzigen Punkt voneinander, wenigstens in keinem, auf den Carnoy Gewicht legt.

Wir sind nicht allein gewohnt, die Ausbildung, Veränderung und das Verschwinden der achromatischen Teilungsfigur mit bestimmten Phasen der Umwandlungen, welche die chromatischen Elemente erleiden, verknüpft zu sehen, sondern es liegen auch bereits beachtenswerte Versuche vor, welche die Trennung der sich spaltenden Äquatorialplatte in die Tochterplatten als das Resultat von Bewegungen innerhalb der achromatischen Substanz auffassen.

Daß nun die bei Carnoy in der gleichen Weise wie sonst als Spindel auftretende achromatische Figur, die die gleichen Beziehungen zu den chromatischen Elementen aufweist wie in anderen Fällen, hier auf einmal in ganz anderer Weise sich verhalten soll, ist im höchsten Grade unwahrscheinlich. Denn wenn auch Carnoy sagt: „La cinèse aurait pour but de séparer l'élément nucléinien en deux groupes égaux“, so ist dies einmal eine Trennung in ganz anderer Richtung, nämlich seitlich, und zweitens ist diese Behauptung mit den Carnoy'schen Figuren völlig in Widerspruch. Ich verweise nur wieder auf Fig. 64, wo vor Ausbildung der Spindel die beiden Gruppen bereits ebenso weit voneinander entfernt sind als nach dem Verschwinden derselben. Die ganze achromatische Figur kann eben, wie gesagt, bei dem von Carnoy behaupteten Verlauf überhaupt keinen sichtbaren Zweck haben.

Viel schwerer als diese Betrachtungen fällt der Umstand ins Gewicht, daß Carnoy nicht imstande ist, eine Serie von Bildern zu geben, von denen das eine aus dem andern mit Evidenz, ich möchte sagen, mit Notwendigkeit, hervorginge. Ich will dabei

ganz schweigen von den in der verschiedensten Weise erfolgenden Spaltungen der Spindel, überhaupt von der Mannigfaltigkeit in den Bildern der achromatischen Figur, von denen jedes gewissermaßen seinen eigenen Weg geht. Man kann, da dies alles wieder spurlos verschwinden soll, ohne daß die verschiedenen Anordnungen irgend einen specifischen Effekt hätten, hier gleichgültige Variationen annehmen, wenn wir auch sonst in dieser Hinsicht eine bis ins kleinste gehende Konstanz anzutreffen gewohnt sind.

Anders dagegen verhält es sich an jenem Punkt der Entwicklung, wo die entscheidenden Stadien miteinander zu verknüpfen sind. Dies wäre für Carnoy jenes Stadium, wo zwischen den beiden Chromatingruppen nach dem Verschwinden der Spindel die verbindenden Fasern auftreten. Hier müßte durch eine kontinuierliche Folge von Bildern der Beweis geliefert werden, daß die an den Enden der neuen faserigen Figur gelegenen zwei Chromatingruppen mit den beiden früheren, schon im Keimbläschen vorhandenen, identisch sind.

Obgleich nun Carnoy sagt: „Ce qui est certain, c'est que l'un des groupes nucléiniens est expulsé tel qu'il est", so hat er doch den Beweis für diese Behauptung nicht erbracht, ja nicht einmal einen Versuch gemacht, denselben zu führen.

Dies zeigt sich besonders deutlich bei der Bildung des ersten Richtungskörpers. Während die beiden Gruppen vor der Ausbildung der Verbindungsfasern als dicht gedrängte Haufen von vier Stäbchen gezeichnet werden, die in der verschiedensten Weise zu einander orientiert sind, erscheinen sie im nächsten Stadium (Fig. 56, 57) als zwei parallele Platten, indem die vier Stäbchen jeder Gruppe in eine Ebene ausgebreitet sind. Wie aber diese Änderung zustande kommt, davon finden wir bei Carnoy keine Andeutung.

Von besonderem Interesse ist die Fig. 56, welche vollkommen mit meinen Fig. 25 und 27 *b* übereinstimmt. Dieses Bild, welches an der Stelle, wo es hin gehört, mit Stillschweigen übergangen wird, ist das einzige einigermaßen entscheidende des ganzen Buches, entscheidend allerdings gegen Carnoy. Es muß schon eine große Voreingenommenheit dazu gehören, wenn man im Besitz von Präparaten, wie Fig. 31, 32 einerseits, Fig. 56 anderseits, und bekannt mit den Thatsachen, welche die Untersuchungen über Zellteilung allerorts an das Licht gebracht haben, nicht einmal an die Möglicheit eines typisch verlaufenden Prozesses denkt.

Wie schon in der Einleitung gesagt, konnte ich durch plötzliches Abtöten der Eier das Vorkommen der außergewöhnlichen CARNOY'schen Bilder ausschließen und damit den Nachweis führen, daß dieselben pathologischer Art oder sonst Kunstprodukte sind. Dieser Beweis ist vollgültig, nachdem im Vorhergehenden gezeigt worden ist, daß sich aus jenen Bildern ein lückenloser Entwicklungsgang nicht zusammenstellen läßt, daß also die an sich unwahrscheinliche Annahme einer Variabilität des Prozesses ausgeschlossen ist.

Es kann nach all dem Gesagten wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Bilder CARNOY's aus solchen, wie ich sie beschrieben habe, entstanden sind und auf solche zurückgeführt werden müssen, wonach ihre Deutung keine Schwierigkeit macht. Gemeinsam ist den meisten eine ungenügende Konservierung, sowohl was die Zellsubstanz, als auch die chromatische und achromatische Kernsubstanz betrifft. In letzterer Hinsicht ergiebt sich, daß die CARNOY'sche Präparationsmethode die achromatische Kernsubstanz nur im Zustand der faserigen Differenzierung deutlich nachweisen läßt, während dieselbe im Ruhezustand meist verschwindet. So erklären sich die Angaben, daß vor der Umbildung des Keimbläschens in die erste Spindel Kern- und Zellsubstanz sich vollständig mischen, daß vor und nach Ausstoßung eines jeden Richtungskörpers die chromatischen Stäbchen eine Zeitlang direkt von Zellsubstanz umgeben sind. Weiterhin zeigen die meisten Präparate eine schlechte Konservierung der chromatischen Elemente, indem die chromatischen Brücken zwischen den vier zusammengehörigen Stäbchen nirgends gezeichnet oder erwähnt sind (vielleicht mit Ausnahme der Fig. 19 *a*), und die gesetzmäßige Anordnung derselben in den meisten Fällen eine beträchtliche Störung erlitten hat. Zu beachten ist, daß an den Präparaten von der Bildung des zweiten Richtungskörpers die Elemente viel besser erhalten sind, so daß selbst die oben beschriebene Drehung derselben aus den Zeichnungen CARNOY's erkannt werden kann. Alle Bilder von offenen und gespaltenen Spindeln sind pathologisch und einfach aus dem Entwicklungsgang zu streichen. Normal, wenigstens in Bezug auf die achromatische Figur, sind erst wieder die Figuren 43, 44, welche die Verkleinerung der ersten Spindel darstellen; die völlige Rückbildung derselben, wie sie in den Figuren 51, 52, 53 gezeichnet ist, existiert nicht. Dagegen ist Fig. 52 eine von den wenigen, welche die normale Anordnung der chromatischen Elemente erkennen lassen. An diese reiht sich die

völlig normale Fig. 56, welche die auseinanderweichenden Tochterelemente mit ihren Verbindungsfasern auf einem Stadium zeigt, in welchem dieselben die deutlich sichtbaren Polplatten noch nicht erreicht haben. Auch die folgenden Stadien bis zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers stimmen mit den meinigen überein, wie ja auch im Text die Ähnlichkeit dieser Figuren mit den Endstadien der typischen Karyokinese hervorgehoben wird.

Von der Teilung, die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt, findet sich zwischen dem Stadium der fertigen Äquatorialplatte (Fig. 75) und demjenigen, welches die Tochterplatten bereits an den Polen zeigt (Fig. 95), kein einziges Zwischenglied; denn die Fig. 94, welche die Rückbildung der Spindel veranschaulichen soll, bezieht sich, wie die Lagerung der chromatischen Elemente zu dem sichtbaren Pol beweist, auf die Entstehung derselben und entspricht etwa meinen Figuren 33 und 34.

b. Typus van Beneden.

Diese Art von Eiern wurde, wie in der Einleitung erwähnt ist, nur von van Beneden auf die Bildung der Richtungskörper untersucht, auch von ihm jedoch nicht ausschließlich; vielmehr hat er beim Studium der Bildung des zweiten Richtungskörpers, zum Teil wenigstens, Eier vor sich gehabt, welche dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Entwicklungsgang angehören, wie auch seine Präparate der Befruchtung und Furchung von dieser letzteren Art stammen.

Ich beschränke mich bei der Beschreibung der Reife-Erscheinungen dieser Eier lediglich auf die Kernfigur, speciell auf das Chromatin und die Beziehungen desselben nach Lage und Bewegung zur Spindel. Denn die Veränderungen der Zellsubstanz (Bildung der Perivitellinhüllen etc.) verhalten sich wie bei der anderen Art, das feinere Detail der Entstehung und Rückbildung der Spindel war ich nicht genau genug zu verfolgen imstande, um darüber bestimmte Angaben machen zu können. Für meinen nächsten Zweck, den Nachweis einer typischen karyokinetischen Teilung, sind diese Verhältnisse von keiner Bedeutung.

Ich beginne die Darstellung auch hier mit dem Stadium der Kopulation der Geschlechtszellen. Das Keimbläschen ist zu dieser Zeit noch kugelig, von einer deutlichen Membran umgeben, und enthält alles Chromatin in einem einzigen Körper vereint, der, seinen Schicksalen gemäß, schon jetzt als chromatisches Element

bezeichnet werden mag. Dieser Körper ist aus zwei ganz differenten Substanzen zusammengesetzt, einer in Karmin sich nicht färbenden von kugeliger oder ellipsoider Gestalt, und einer intensiv färbbaren, welche die erstere in größerer oder geringerer Ausdehnung umhüllt (Taf. XXVII, Fig. 1). Die chromatische Substanz bildet jedoch nicht einen Mantel oder eine Kappe von gleichmäßiger Stärke, sondern sie ist zu einer Anzahl kugeliger oder halbkugeliger Portionen abgerundet, die in Zwischenräumen voneinander dem achromatischen Körper aufsitzen und durch eine dessen Oberfläche in dünner Schicht überziehende chromatische Lamelle in Zusammenhang stehen. Die Zahl dieser chromatischen Kugeln beträgt stets acht, wovon man sich bei gewisser Lagerung des Elements schon durch Wechsel der Einstellung, außerdem stets durch Rotieren des Eies überzeugen kann.

An den meisten Präparaten ist die gegenseitige Lagerung der acht Kugeln eine sehr regelmäßige, indem dieselben annähernd die Ecken eines Würfels bilden. Sieht man diesen von einer seiner Flächen, so erkennt man vier im Quadrat zusammengeordnete Kugeln (Fig. 1 *c*); doch geben nur zwei einander opponierte Seiten dieses Bild in voller Klarheit, wogegen an den vier anderen die Kugeln paarweise enger untereinander in Zusammenhang stehen, so daß hier eher das Bild zweier paralleler, biskuitförmig eingeschnürter Stäbchen entsteht. Sieht man auf eine Kante des Würfels, so erscheinen zwei parallele Platten, aus je drei Kugeln bestehend, von denen die mittlere höher liegt und durch die entsprechende darunter gelegene intensiver gefärbt zu sein scheint (Fig. 1 *b*). Diese Bilder hat auch van Beneden vor sich gehabt und bereits die Zusammensetzung des Elements aus acht Kugeln daraus geschlossen. Wie gesagt, ist nichts leichter, als an ein und demselben Ei durch Drehung diese Zahl stets festzustellen und die verschiedenen Ansichten zu erhalten.

Der Mittelpunkt des aus den chromatischen Kugeln gebildeten Würfels fällt durchaus nicht mit dem Zentrum des achromatischen Körpers zusammen, sondern dieser, meist länglich-eiförmig, ragt halbkugelig aus der einen Fläche des Würfels nackt hervor (Fig. 1 *c*). Auch jener oben beschriebene, die einzelnen Kugeln verbindende, dünne, chromatische Überzug fehlt hier. Außer dem chromatischen Element enthält das von einer deutlich doppelt konturierten Membran umschlossene Keimbläschen eine leicht granulierte achromatische Substanz und meist ein achromatisches, kugeliges Körperchen. Von dem „Prothyalosoma“, das an den van

Beneden'schen Eiern den Keimfleck umgiebt und welches im weiteren Verlauf bei ihm eine so große Rolle spielt, habe ich weder auf diesem Stadium, noch später die geringste Spur wahrgenommen.

Die Bildung der ersten Richtungsspindel habe ich nicht verfolgt. So viel ist jedoch sicher, daß das chromatische Element während dieser Zeit keine wesentlichen Umwandlungen erfährt. Wie wir es im ruhenden Keimbläschen verlassen haben, so finden wir es in der ersten Richtungsspindel wieder. Nur jene oben schon erwähnte engere Zusammengehörigkeit von je zwei Kugeln hat sich stärker ausgebildet, so daß wir von jetzt an nicht mehr von acht Kugeln, sondern von vier Stäbchen sprechen müssen, welche die Kanten eines kurzen, vierseitigen Prismas darstellen. Das Element nimmt in der ausgebildeten Spindel stets eine ganz bestimmte Lagerung ein, nämlich so, daß zwei Stäbchen auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene sich finden. Betrachtet man also die Spindel vom Pol, so erblickt man zwei dieser Unterabteilungen, die zwei anderen sind durch diese verdeckt. Das gleiche Bild erhält man bei gewisser seitlicher Ansicht der Spindel (Fig. 2); dreht man aber dieses Ei um einen der Spindelachse parallelen Durchmesser um 90°, so erscheinen die vier zu einem Quadrat geordneten Kugeln, die Enden oder Querschnitte der vier Stäbchen (Fig. 3, 4, 5).

Hat man die Spindel im optischen Längsschnitt vor sich, so sieht man häufig, wie von dem chromatischen Element ein achromatischer Fortsatz ausgeht, der in der Aquatorialebene verlaufend sich bis zur Oberfläche der Spindel erstreckt. In manchen Fällen ist dieser Stiel ziemlich dick und kurz (Fig. 3), in anderen lang und entsprechend feiner (Fig. 2, 4, 5). Es liegt wohl nahe, ihn mit dem achromatischen Teil des Elements, den wir im ruhenden Keimbläschen kennen gelernt haben, zu identifizieren.

Die Spindel bietet weder in ihrer Form, noch in ihrer Struktur irgend auffallende Besonderheiten dar. Die Pole sind entweder Punkte oder Platten; eine Protoplasmastrahlung fehlt. Eine Modifikation erleidet die achromatische Figur nur in jenem Bereich, wo sie von dem Fortsatz des chromatischen Elements durchzogen wird; hier erhebt sich ihre Oberfläche zu einer äquatorialen Kante (Fig. 2, 3, 4, 5), die im optischen Längsschnitt als Winkel erscheint, dessen Seiten, d. h. die zu den Polen ziehenden Konturen, nicht selten in einer konkaven Krümmung verlaufen. Das Bild erinnert an van Beneden's „figure ypsiliforme", die auch ohne

Zweifel dieser Anordnung ihre Entstehung verdankt. Zugleich möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Übereinstimmung lenken, welche die in den Figuren 3, 4 und 5 wiedergegebenen Spindeln mit denen der anderen Eiart (Fig. 14 und 16) aufweisen. Man braucht diese letzteren nur der Länge nach zu halbieren, um bis ins Detail die Spindel des VAN BENEDEN'schen Typus zu erhalten.

Die axialen Spindelfasern setzen sich jederseits an das chromatische Element fest, sie bestehen also aus zwei Hälften, die erst durch Vermittelung jenes Körpers in Zusammenhang gebracht werden. An einzelnen Präparaten läßt sich dies sehr deutlich wahrnehmen, so an Fig. 6*b*, wo an jedes Stäbchen sich der Länge nach sechs Fäden ansetzen, die an ihren Fixationspunkten das Chromatin zu Spitzen emporziehen, ja, wie es scheint, im ganzen Bereich des Stäbchens eine Art Kanellierung bedingen. Diese axialen Spindelfasern übertreffen an Stärke weit die übrigen, welche den Aquator ohne Unterbrechung passieren; nur wo der achromatische Balken die Spindel durchsetzt, scheinen die Fasern sich an diesen anzusetzen.

Die Spindel zeigt zur Oberfläche die verschiedensten Lagebeziehungen: sie steht mit ihrer Achse bald tangential, bald radial, bald schief. Vor der Teilung wird jedoch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine vollkommen oder annähernd radiale Stellung erreicht; wenigstens habe ich nur einige wenige vorgeschrittenere Teilungsfiguren gesehen mit einer ausgesprochen schiefen Lagerung der Figur.

Die Teilung des chromatischen Elements vollzieht sich durch eine im Aquator erfolgende Spaltung, durch welche zwei Doppelstäbchen gebildet werden, welche zu entgegengesetzten Polen wandern. Der Beginn der Teilung giebt sich darin zu erkennen, daß die vier Stäbchen nicht nur in der Richtung der Spindelachse, sondern auch seitlich etwas auseinanderrücken, wodurch das vorher mehr kompakte Element ein lockeres Gefüge gewinnt (Fig. 7*a*); dabei erfahren die einzelnen Stäbchen eine starke, jederseits nach den Polen zu konkave Krümmung (Fig. 7*b*). Hat man eine Spindel auf diesem Stadium im Profil vor sich, und zwar so, daß man die vier Stäbchen im Querschnitt erkennt, so sieht man sowohl die Seiten als auch die Diagonalen des auf diese Weise gebildeten Quadrats oder Rechtecks durch feine intensiv chromatische Fädchen eingenommen, welche jedes Stäbchen mit jedem der drei anderen in direkte Verbindung setzen (Fig. 7*a*). Die vollkommene

Übereinstimmung dieses Bildes mit jenen, die wir von den entsprechenden Stadien des CARNOY'schen Typus kennen gelernt haben, braucht kaum hervorgehoben zu werden.

Es ist schwer zu sagen, wann und in welcher Weise diese Verbindungsbrücken sich ausbilden. Sie könnten schon viel früher vorhanden, aber durch die dichte Lagerung der vier Stäbchen verdeckt gewesen sein. Erinnern wir uns, daß die acht Kugeln, welche im ruhenden Keimbläschen dem achromatischen Körper aufsitzen, durch eine feine Chromatinschicht miteinander zusammenhängen, so besteht die Möglichkeit, daß die Fädchen durch eine Spaltung und Kontraktion dieser Schicht entstanden sind.

Jedenfalls ergiebt sich das eine, daß wir auf allen Stadien, wo eine Entscheidung möglich ist, die einzelnen das Element zusammensetzenden Portionen zu einem chromatischen Ganzen vereinigt finden, daß also bei der Trennung der beiden aus je zwei Stäbchen bestehenden Tochterelemente eine wirkliche Teilung des Chromatins stattfinden muß. Während die Tochterelemente auseinander weichen, bleiben die chromatischen Verbindungsbrücken zwischen denselben noch eine Zeitlang bestehen (Fig. 8 *a*, *b*). Wie die letztere Figur, aber auch Fig. 7 *b* lehrt, verlaufen dieselben nur zwischen den mittleren Abschnitten der vier Stäbchen. Die beiden gekrümmten Stäbchen jedes Tochterelements richten ihre Konkavität dem zugehörigen Pol zu und sind auf dieser Seite zu feinen Spitzen ausgezogen, so daß die im übrigen Bereich scharfe Begrenzung hier verschwommen erscheint. Die axialen Spindelfaserhälften, welche an die äußere Fläche jedes Tochterelements herantreten, haben eine deutliche Modifikation erlitten. Sie machen den Eindruck, als wären sie zu einem kompakten Körper zusammengebacken, in welchem eine grobe, aber undeutliche Streifung noch sichtbar ist.

Obgleich ich die aus meinen Untersuchungen sich ergebenden Betrachtungen über die Mechanik der Teilung auf einen allgemeinen Abschnitt verschiebe, möchte ich doch hier kurz hervorheben, wie diese ganze Anordnung sofort verständlich wird, wenn wir die Teilung als das Resultat einer Kontraktion der an das chromatische Element sich ansetzenden Spindelfaserhälften betrachten, wodurch zunächst das veränderte Aussehen dieser Fasern sich erklärt. Weiterhin muß durch diese Kontraktion eine Dehnung in der chromatischen Figur hervorgerufen werden, die sich auf alle Teile derselben erstreckt. Die Verbindungsfäden zwischen den beiden Tochterelementen, als die am meisten nachgiebigen Teile,

werden stark in die Länge gezogen, die beiden Stäbchen werden mit ihren Enden den Polen mehr genähert, als in ihrem mittleren Abschnitt, wo der durch die Verbindungsbrücken vermittelte Zug der anderen Seite zur Wirkung kommt, und ihre Oberfläche wird an jenen Stellen, wo die Spindelfasern sich ansetzen, zu Zacken emporgezogen.

Bei dem weiteren Auseinanderweichen der Tochterelemente verschwinden allmählich die chromatischen Verbindungsfädchen, und die Oberfläche der Stäbchen erhält wieder eine allseitig scharfe Kontour; die hufeisenförmige Krümmung dagegen bleibt bestehen. So finden wir sie schließlich ganz nahe an den Polen der Spindel (Fig. 9 *a, b*), die sich inzwischen in ihrer Längsrichtung beträchtlich verkürzt und an Dicke zugenommen hat. Die Spindelfasern, welche gleichmäßig den ganzen Raum, auch zwischen den Tochterplatten, einnehmen, ein Verhalten, dessen Ausbildung mir nicht klar geworden ist, erscheinen jetzt als „Verbindungsfasern." Nun tritt in der Äquatorialebene oder etwas nach außen von derselben eine anfangs zarte Grenze auf, welche das äußere Tochterelement mit einem kleinen Teil des Eileibes als ersten Richtungskörper abtrennt.

Im Ei ist eine aus zwei durch chromatische Brücken verbundenen Stäbchen bestehende Platte zurückgeblieben (Fig. 10), welche alsbald von einer zweiten Spindel umschlossen wird. Die weitere Entwicklung vollzieht sich nun in zweierlei Weise, ohne daß zwischen diesen beiden Modifikationen ein prinzipieller Unterschied zu konstatieren wäre; in beiden Fällen gelangt jedes der zwei Stäbchen zu einem anderen Pol. Das eine Mal wird diese Spaltung in der Weise vorbereitet, wie wir es bei der Richtungskörperbildung der anderen Ei-Art kennen gelernt haben. Das chromatische Element, welches anfänglich mit seinen beiden Unterabteilungen in der Äquatorialebene der Spindel liegt, wird um seine Längsachse so lange gedreht (Fig. 11), bis jedes Stäbchen auf einer anderen Seite der Aquatorialebene sich befindet (Fig. 12 *a, b*). Die seitliche Ansicht der Spindel zeigt bei gewisser Lagerung die Enden der Stäbchen, welche in die Verbindungslinie der beiden Pole fallen; dreht man um 90°, so läßt sich das Bild (Fig. 12 *b*) von der gleich orientierten ersten Spindel (Fig. 2 und 6 *b*) nicht unterscheiden. Dabei zeigt sich wieder ein sehr interessantes Verhalten der Spindelfasern. Die Spindel ist zur Zeit, wo die Chromatinplatte noch in der Äquatorialebene liegt, nur in der Peripherie gleichmäßig gefasert, der axiale Teil ist

nur von wenigen Fasern durchzogen, welche eine sehr bemerkenswerte Anordnung erkennen lassen (Fig. 11). Sieht man nämlich in der Richtung der Achse, um welche die Drehung erfolgen wird, auf die Spindel, so kann man mit vollster Sicherheit konstatieren, daß jedes der beiden Stäbchen nur mit einem Pol in Verbindung steht, mit demjenigen, zu welchem es später gelangen soll. An das eine der beiden Stäbchen treten nur von dem einen Pol her Fasern heran, die dem anderen Pol zugekehrte Seite und der ganze hier gelegene Teil der Spindel ist völlig faserfrei, das andere Stäbchen zeigt die umgekehrten Beziehungen zu den beiden Polen. Denken wir uns, wie oben, diese Fasern mit Kontraktilität begabt und sich wirklich kontrahierend, so ist die erfolgende Drehung der Chromatinplatte eine mechanische Notwendigkeit; die durch die Fasern und Stäbchen repräsentierte zweimal rechtwinkelig gebogene Linie (Fig. 11) muß schließlich zu einer geraden werden, welche mit der Spindelachse zusammenfällt (Fig. 12 *a*).

Jedenfalls liefert uns der Prozeß den evidenten und an anderen Objekten viel schwieriger zu erbringenden Beweis, daß es Fälle giebt, in denen die Spindelfasern oder ein Teil derselben nicht kontinuierlich von einem Pol zum andern ziehen, sondern aus zwei Hälften bestehen, die erst durch die Vermittlung der chromatischen Elemente in Zusammenhang gebracht werden.

Ist die definitive Lage erreicht, so erfolgt die Trennung der beiden Tochterstäbchen genau wie das erste Mal (Fig. 15), so daß es unnütz wäre, eine Beschreibung davon zu geben.

Fig. 16 giebt ein Bild von der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers. Die Tochterstäbchen haben die Spindelpole nicht erreicht: zwischen ihnen hat sich eine breite Spindel von Verbindungsfasern entwickelt, welche im Äquator von einer deutlichen Zellplatte durchsetzt wird. Das Bild zeigt eine große Übereinstimmung mit vielen Zellteilungsfiguren pflanzlicher Gewebe.

In anderen Fällen vollzieht sich die Teilung des chromatischen Elements in etwas abweichender Weise. Die beiden der Länge nach aneinander liegenden und miteinander durch chromatische Brücken verbundenen Stäbchen weichen an dem einen Ende auseinander, während sie mit dem anderen in Zusammmenhang bleiben, und stellen so schliesslich einen einfachen Faden dar (Fig. 13), der in seiner Mitte eine Unterbrechung zeigt, als wäre er in einer Querteilung begriffen. Die eine Hälfte steht mit dem äußeren, die andere mit dem inneren Spindelpol durch Fasern in

Verbindung. Fig. 14 zeigt dieses Verhalten auf einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, auf welches direkt die Trennung der beiden Tochterelemente zu folgen scheint. Dieses eigentümliche Verhalten, welches auf den vorgerückteren Stadien eine Querteilung des chromatischen Elements vortäuscht, ist, wie wir unten sehen werden, im Tierreich weiter verbreitet.

In beiden Fällen erhält der zweite Richtungskörper ein einfaches Stäbchen, ein gleiches wandelt sich in das Gerüst des Eikerns um (Fig. 17).

Indem ich nun von diesen Resultaten aus zu einer Besprechung des von van Beneden aufgestellten Entwickelungsganges übergehe, habe ich in erster Linie die Übereinstimmung einer großen Zahl unserer Figuren hervorzuheben. Van Beneden zeichnet die Zusammensetzung des Keimfleckes aus Kugeln und zieht bereits den Schluß, daß sich die verschiedenen Bilder nur durch die Annahme erklären lassen, daß acht Kugeln vorhanden sind. Desgleichen stimmen seine Zeichnungen des chromatischen Elements in der ersten Richtungsspindel mit den meinigen überein. So erkennt man in Fig. 16 (Taf. XIV) und in Fig. 1 (Taf. XV) die vier Stäbchen von den Enden, während in den meisten übrigen Figuren der Taf. XV, meinen Figuren 2 und 6*b* entsprechend, nur zwei Stäbchen der Länge nach zu erkennen sind. Auch die Verbindungsbrücken zwischen den vier Stäbchen hat van Beneden an manchen Präparaten wahrgenommen, aber nicht entscheiden können, ob sie chromatisch sind oder nicht (pag. 201). Ich habe schon oben hervorgehoben, daß wenigstens die gemäßigteren Formen der „figure ypsiliforme“, wie diese z. B. durch die Fig. 18 (Taf. XV) repräsentiert wird, sich gut an meine Figuren 2, 3, 4 und 5 anschließen. Schließlich zeigen auch die in Fig. 14—18 dargestellten Endstadien der Teilung keine wesentliche Abweichung von meinen entsprechenden Präparaten.

Ich glaube, daß bei der Übereinstimmung solcher spezifischer Details, die den karyokinetischen Figuren ein ganz eigenartiges Gepräge verleihen, ein Zweifel an der Identität unserer Objekte nicht bestehen kann. Es spricht also von vornherein unsere ganze Erfahrung dafür, daß auch der Entwickelungsgang, welcher diese einzelnen Figuren in Beziehung zu einander bringt, stets der gleiche sein werde.

Nach van Beneden verläuft derselbe, kurz gesagt, in folgender Weise: Die Spindel stellt sich tangential und liegt schließlich direkt unter der Eioberfläche, wo sie durch gewisse Umbildungen in einen linsenförmigen Körper (Discus) übergeht, in welchem die Faserung verschwindet und einer feinen Granulierung Platz macht. Schließlich ist der ganze Discus kaum mehr vom umgebenden Protoplasma zu unterscheiden. Nun erfolgt die Teilung des Chromatins in eine äußere und eine innere Hälfte, also in bezug zur Lage der verschwundenen Spindel durch ein seitliches Auseinanderweichen der Tochterelemente. „Ce n'est pas l'un des pôles du fuseau qui est éliminé; mais dans le plan équatorial que se fait l'élimination."

Dieser Modus der Bildung des ersten Richtungskörpers wird durch eine Reihe von Bildern belegt, in der sich kaum eine Lücke nachweisen läßt. Wir haben bei Besprechung der Carnoy'schen Arbeit gesehen, daß dort bei der Annahme eines seitlichen Auseinanderweichens der beiden Chromatingruppen ein Sprung gemacht werden muß, um zu den Endstadien der Teilung zu gelangen, und darin zugleich ein Mittel kennen gelernt, das Irrtümliche dieser Anschauung zu erweisen. Im vorliegenden Fall dagegen ist dieser Prüfstein nicht anwendbar. Denn hier müssen die Endstadien der Teilung, was das Chromatin betrifft, die gleichen Bilder liefern, mag man nun das aus den vier Stäbchen bestehende Element durch die Äquatorialebene oder durch eine (allerdings bestimmte) die Spindelachse enthaltende Ebene halbieren. Van Beneden's Teilungsmodus würde ebenso gut zu den von ihm gezeichneten Endstadien führen, als der von mir beschriebene.

Wir müssen daher seine vermittelnden Bilder auf ihren Wert prüfen. Dabei ergibt sich zunächst die gewiß auffallende Thatsache, daß sich unter den Figuren van Beneden's einige finden, aus denen sich ein ganz normaler Verlauf des Prozesses zusammenstellen läßt. Schließt man an Fig. 20 (Taf. XV) der Reihe nach die Fig. 14, 21, 15 und 18 der Tafel XVI, so erhält man alle nötigen Stadien einer typischen karyokinetischen Teilung.

In Fig. 20 (Taf. XV) fällt die Spindel in einen Eiradius, in der gleichen Lage, nur bedeutend verkürzt, finden wir sie in Fig. 14 (Taf. XVI). Daran schließen sich ungezwungen Fig. 21 und die übrigen.

Es ist merkwürdig, daß van Beneden auf diese Bilder nicht aufmerksam geworden ist.

Die citierte Fig. 14, welche als Übergangsstadium von Fig. 20

(Taf. XV) zu Fig. 21 (Taf. XVI) die Ausstoßung eines Poles, also den gewöhnlichen Verlauf der Karyokinese, meiner Meinung nach, beweist oder doch wenigstens im höchsten Grade wahrscheinlich macht, finde ich in seinem Werke gar nicht erwähnt.

Seine Anschauung stützt sich wesentlich auf die oberflächliche tangentiale Lagerung der Spindel, die sich hier rückbilden soll. Was diese Stellung der Spindel betrifft, so möchte ich hierüber Beobachtungen anführen, die ich an Eiern, die kalt mit Alkohol oder Pikrin-Essigsäure behandelt waren, sehr häufig gemacht habe, besonders an den Eiern des Carnoy'schen Typus. Man bekommt hier viele Präparate zu Gesicht, in denen, offenbar durch die Einwirkung des Reagens, Verlagerungen der Spindel eingetreten sind, derart, daß dieselbe förmlich wie ein Fremdkörper aus dem Ei herausgestoßen wird und nun möglichst oberflächlich in tangentialer Richtung unter der Perivitellinhülle sich findet. Während sonst die Faserung stets aufs beste erhalten ist, erscheinen diese Spindeln sehr kompakt und fast homogen, eine Erscheinung, die normalerweise erst bei der Verkürzung der Spindel kurz vor der Teilung eintritt. Solcher Art mögen die hierher gehörigen Bilder van Beneden's zum Teil sein, in welcher Vermutung mich einige Stellen in seiner Beschreibung bestärken. Auf Seite 219 heißt es: „toute la figure devient plus sombre est plus homogène" und auf Seite 222: „l'on pourrait croire qu'il (le fuseau) a été expulsé en dehors du vitellus".

Was ferner die völlige Rückbildung der Spindel in dieser Stellung betrifft, so ist dieselbe durchaus nicht bewiesen. Denn die Figuren 3, 4 und 5 auf Tafel XVI, die dieses Verhalten veranschaulichen sollen, machen ganz den Eindruck, als seien es Pol-Ansichten von Spindeln, wie solche in den Figuren 22 und 23 (Tafel XV) und Figur 2 (Tafel XVI) dargestellt sind.

Meine Argumentation ist also kurz gefaßt folgende: die extreme oberflächliche Lagerung der Spindel ist wahrscheinlich Kunstprodukt, ihre Rückbildung in dieser Lage ist nicht bewiesen. Besitzt die Spindel wirklich normal jene Lage, so ist einmal die Möglichkeit gegeben, daß sie sich, wie bei anderen Eiern, so lange dreht, bis sie mit ihrer Achse in einen Eiradius fällt (Fig. 19 und 20, Taf. XV), worauf dann die Teilungsstadien (Fig. 14, 21, 15 etc. Taf. XVI) folgen, oder daß eine normale Kernteilung ohne Drehung erfolgt, wie ich eine solche, allerdings für die andere Eiart, unten beschreiben werde.

Kürzer kann ich mich über die Bildung des zweiten Richtungs-

körpers aussprechen; hier läßt van Beneden die Teilung wesentlich durch eine Spaltung der Spindel in zwei Seitenhälften sich vollziehen, wie wir eine solche bei Carnoy kennen gelernt haben. Um die Reihe von Bildern, aus denen dieser Verlauf konstruiert wird, zu charakterisieren, bediene ich mich am besten van Beneden's eigener Worte (pag. 256): „Le second fuseau de direction présente, dans les préparations à l'alcool, un tel degré de complication qu'il est extrèmement difficile, malgré la netteté des images, d'interprêter tous les détails de structure que l'on distingue. Il est tout aussi difficile de se rendre un compte exact de la succession des phénomènes.“ Wer die hierher gehörigen Abbildungen van Beneden's gesehen hat, wird diesen Satz gerne bestätigen.

Man kann dem Buche des belgischen Forschers, das, was die Feinheit der Beobachtung und die Verwertung des Gesehenen betrifft, ein wahres Musterwerk genannt zu werden verdient, den Vorwurf nicht ersparen, dass jegliche Kritik, ob das Beobachtete auch normal sei, in demselben fehlt. van Beneden geht mit einer Sicherheit zu Werke, als hätte er alles, was er beschreibt, im lebenden Zustand gesehen. Die Frage, die sich der Forscher im Organischen, sobald er mit Reagentien arbeitet, bei jedem Schritt vorlegen muß: entspricht das Präparat dem Leben — wird nirgends gestellt.

Und gerade van Beneden lagen Thatsachen genug vor, welche ihm die ernstlichsten Bedenken gegen die Zuverlässigkeit seiner Bilder hätten erwecken sollen. Er selbst berichtet uns auf Seite 255, daß die Salpetersäure- und die Alkoholpräparate beträchtliche Verschiedenheiten aufweisen, desgleichen sind die anhangsweise besprochenen Alkoholpräparate von den zuerst beschriebenen sehr abweichend. Und zwar sind dies nicht lediglich Differenzen der Konservierung, wie sie sonst vorkommen, sondern man erkennt hier deutlich, daß in den einzelnen Fällen das noch lebende Objekt sich in verschiedener Weise verändert haben muß, ehe die Fixierung erfolgt ist.

Ich habe schon oben erwähnt, daß van Beneden beim Studium der Bildung des zweiten Richtungskörpers beide Arten von Eiern vor sich gehabt hat. Die Figuren 15—18 (Taf. XVII), die der Tafel XVIII, XVIII bis und die Figuren 1—2 (Taf. XIX) gehören dem Carnoy'schen Typus an, während die übrigen, wenigstens zum Teil, von solchen Eiern stammen, bei denen van Beneden die Bildung des ersten Richtungskörpers untersucht hat. Wie bei der ersten Spindel, so stimmen auch hier die Stadien mit Äquatorial-

platte und jene mit getrennten Tochterplatten mit den meinigen im wesentlichen überein. Schiebt man zwischen die van Beneden'schen Figuren 16, 17 (Taf. XVII), 1, 2, 3 (Taf. XIX) einerseits und Fig. 3 und 4 (Taf. XVIII bis) andererseits meine Figuren 41 und 42 (Taf. XXVI) ein, so ist der typische Verlauf der karyokinetischen Teilung hergestellt, zugleich aber durch diese zwei Stadien eine viel bessere Verbindung zwischen seinen citierten Figuren gewonnen als durch seine eigenen Zwischenstadien. Diese sind sicher zum Teil (Fig. 1 und 2, Taf. XVIII), vielleicht sämtlich, nur in verschiedener Ansicht und Ausbildung seitlich gespaltene Spindeln, wie wir solche bei Nussbaum und Carnoy in variabelster Ausbildung kennen gelernt haben, und über deren pathologische Natur wohl kein Zweifel mehr bestehen kann, nachdem ich nachgewiesen habe, daß sie an den durch Hitze abgetöteten Eiern völlig fehlen.

Wir kommen so zu dem Schluß, daß die Befunde van Beneden's ebensowenig wie diejenigen Carnoy's imstande sind, eine Abweichung der Richtungskörperbildung bei Ascaris megalocephala vom Schema der Karyokinese wahrscheinlich zu machen, geschweige denn zu beweisen.

e) Abnormes und Pathologisches.

Auf die pathologischen Figuren, soweit sie durch die Einwirkung unserer Reagentien verursacht sind, im Einzelnen einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht; dieselben sind zu mannigfach wechselnd, um sich von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus betrachten zu lassen. Nur ein Punkt scheint wenigstens den Anfangsstadien durchaus gemeinsam zu sein, nämlich die Tendenz zu einer Längsspaltung der Spindel, worin ja Carnoy und zum Teil auch van Beneden den Teilungsvorgang erkennen zu müssen glaubten. Bei dem Carnoy'schen Typus rücken die beiden chromatischen Elemente seitlich auseinander, wobei sich die Spindel zunächst in gleicher Richtung verbreitert. Ein solches Bild habe ich in Fig. 19 (Taf. XXVII) in *a* im optischen Längsschnitt, in *b* im Äquatorialschnitt dargestellt. Bei ersterer Ansicht sieht man zwar noch den ganzen Raum von Spindelfasern durchsetzt; allein die Polansicht zeigt wie in der Mitte eine Spaltung sich vorbereitet. Die Figur besteht aus zwei lateralen Hälften, die unter einem stumpfen Winkel miteinander vereinigt sind. Zugleich tritt in den beiden Hälften eine zu den Spindelfasern senkrechte Streifung

deutlich hervor. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß einige dieser Figur ganz ähnliche Bilder NUSSBAUM's und CARNOY's, welche von ersterem als gebogene Spindeln mit Tochterplatten, von letzterem als gespaltene Spindeln, die an dem einen Pol noch in Zusammenhang stehen, aufgefaßt werden, nur solche polare Ansichten noch wenig modificierter Figuren darstellen.

Die gleiche Tendenz zu einer seitlichen Trennung habe ich bei dem VAN BENEDEN'schen Typus in der ersten Richtungsspindel wahrgenommen (Fig. 18, Taf. XXVII). Die Figur spaltet sich in zwei seitliche Hälften, die an den Polen in Zusammenhang bleiben und einen hyalinen Raum zwischen sich schließen. Jede Hälfte enthält das halbe chromatische Element, also 2 Stäbchen, die keinerlei sichtbare Verbindung mehr mit denen der anderen Seite aufweisen. Weiter als bis zu dem beschriebenen und gezeichneten Stadium habe ich den Prozeß niemals schreiten sehen. Interessant ist an diesem Fall die Halbierung des chromatischen Elements, die in einer Richtung erfolgt, wie wir sie normalerweise erst bei der zweiten Teilung sich vollziehen sehen.

Wichtiger als diese durch den Einfluß äußerer Agentien herbeigeführten pathologischen Erscheinungen sind einige andere vom typischen Verlauf abweichende Prozesse, die durch eigentümliche Verhältnisse oder einen Mangel im Ei selbst bedingt sind, und für die die Grenze zwischen „abnorm“ und „pathologisch“ schwer zu ziehen ist. Alle meine Beobachtungen in dieser Richtung stammen von Eiern des CARNOY'schen Typus. Einige schließen sich an schon Bekanntes an. Es sind dies Fälle von Verschleppung chromatischer Elemente bei der Trennung der Tochterplatten. STRASBURGER [1]) hat zuerst an den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva die Beobachtung gemacht, „daß bei der Trennung der Kernplattenelemente in ihre beiden Hälften häufig einzelne Elemente, statt gegen den Pol zu rücken, im Äquator der Spindel verbleiben.“ Diese rekonstruieren sich dann selbständig zu einem sehr kleinen Kern. Einen ganz ähnlichen Fall beschreibt RABL [2]), wenn auch bei seinem isolierten Befund die Verknüpfung seiner beiden hierher gehörigen Figuren (16 und 17, Taf. X) nicht so sicher ist als bei STRASBURGER.

Sowohl bei der Bildung des ersten, als auch des zweiten

---

1) STRASBURGER, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne etc. Bonn, 1882, pag. 22.

2) RABL, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. X, 1885, pag. 292.

Richtungskörpers habe ich eine derartige Verschleppung von Kernelementen beobachten können; allerdings nie, wenigstens nie unzweifelhaft, im Verlauf des Prozesses selbst, sondern nur in den Endstadien, in denen ein Stäbchen nicht an dem Ort gefunden wird, wohin es gehört, sondern anderswo liegt, was ja bei der geringen und ganz konstanten Zahl derselben und infolge des Umstandes, daß man die beiden Schwesterkerne stets nebeneinander liegen hat, mit Leichtigkeit festgestellt werden kann.

Ein solcher Fall ist in Fig. 53 (Taf. XXVI) von der Bildung des ersten Richtungskörpers wiedergegeben. Der Richtungskörper ist abgetrennt, die im Ei zurückgebliebenen Elemente liegen in dem gleichmäßig granulierten Hof achromatischer Substanz, der noch keine Andeutung der zweiten Spindel erkennen läßt. Normalerweise sollten hier zwei Doppelstäbchen sich finden, zwei gleiche im Richtungskörper. Allein dieser enthält nur ein Doppelstäbchen und daneben ein einfaches, im Ei dagegen erkennt man die normalen zwei Doppelelemente, daneben aber gleichfalls ein einfaches Stäbchen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Stäbchen die fehlende Hälfte des im Richtungskörper gelegenen einfachen Stäbchens darstellt, welche abnormer Weise im Ei zurückgeblieben ist. Da es nicht mit einem der beiden Doppelelemente des Eies in Verbindung steht, so scheinen die Tochterplatten zuerst normal gebildet und dann erst von dem einen Element der äußeren durch einen Mangel in der Teilungsmechanik die eine Hälfte ins Ei zurückgezogen worden zu sein. Es wäre sehr interessant, zu sehen, wie sich dieses Stück im weiteren Verlauf verhält. Allein ich habe bis jetzt trotz besonderer Aufmerksamkeit kein Folgestadium auffinden können.

Ganz die gleiche Erscheinung habe ich mehrmals bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers konstatieren können. Ein derartiges Ei ist in Figur 55 (Taf. XXVI) dargestellt. Hier ist im zweiten Richtungskörper nur ein Stäbchen vorhanden, es muß also ein sonst ausgestoßenes im Ei zurückgeblieben sein. Das Ei ist im Stadium der ausgebildeten Vorkerne und enthält drei Kerne: den Spermakern, den Eikern und dicht neben diesem einen etwa halb so großen Kern, der offenbar aus dem abnormerweise zurückgebliebenen Stäbchen sich gebildet hat. Es erhebt sich hier wieder die Frage, wie diese Verschleppung zustande gekommen ist. Es ist denkbar, daß sich bei einem der beiden Doppelelemente der zweiten Richtungsspindel die Trennung nicht vollzogen hat, daß das ganze Paar ins Ei zurückgezogen worden ist. Dieses

Paar würde den großen Kern gebildet haben, der demnach dem normalen Eikern nicht entspräche. Oder die Teilung der beiden Stäbchenpaare erfolgte regulär, die beiden inneren Tochterelemente lieferten, wie gewöhnlich, den großen Eikern, außerdem wurde aber noch eines der beiden äußeren zurückbehalten, welchem der kleinere Kern seine Entstehung verdankt. Ich halte die letztere Möglichlichkeit für die wahrscheinlichere. In einen zweiten Teil dieser Studien vorgreifend, kann ich bemerken, daß alle drei Kerne an der Bildung der ersten Furchungsspindel sich beteiligen.

Schließlich gehört zu den besprochenen Erscheinungen noch ein Fall, in dem ein zweiter Richtungskörper überhaupt nicht vorhanden ist, obgleich das Ei in jenem Stadium abgetötet wurde, wo Ei- und Spermakern ihre volle Ausbildung erlangt haben. Dieses Ei, welches in Fig. 54 abgebildet ist, enthält anstatt zwei drei annähernd gleich große Kerne: den Spermakern, den normalen Eikern und noch einen zweiten Eikern, der offenbar aus den sonst im zweiten Richtungskörper ausgestoßenen Elementen sich gebildet hat.

Von großem Interesse ist ein sehr häufiger abnormer Entwicklungsverlauf, der dadurch charakterisiert ist, daß nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird. Ich habe diesen Modus der Eireifung an mehr als 50 Eiern in allen Stadien verfolgen können, von den ersten Anfängen an bis zur ersten Furchung, in der seine Konsequenzen stets noch zu erkennen sind.

Dieser Entwicklungsgang tritt dann ein, wenn die erste Richtungsspindel genau tangential, also parallel zur Eioberfläche gestellt ist. Es erfolgt eine ganz normale Kernteilung (Fig. 47 und 48, Taf. XXVI); allein zu einer Zellteilung, zur Bildung eines ersten Richtungskörpers kommt es nicht; wie es scheint, weil die beiden Kernhälften völlig symmetrisch zur Zellsubstanz liegen, so daß eine Zellteilung zwei gleich große Tochterzellen liefern müßte. Es bleiben also beide Tochterplatten im Ei, wie Fig. 49 lehrt, für die man mit Bestimmtheit behaupten kann, daß es nicht mehr zu einer Ausstoßung der einen Kernhälfte kommen kann; denn von „Verbindungsfasern", die stets bis nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers persistieren, ist keine Spur mehr zu entdecken, auch haben die beiden Tochterplatten bereits ihren Parallelismus aufgegeben, sie sind sowohl unter sich, als auch zu denen der anderen Seite nicht unbeträchtlich verschoben. Der Hof achromatischer Kernsubstanz, in den dieselben eingebettet sind, zeigt zwar an der nach innen gerichteten Seite noch eine deutliche Furche,

als Andeutung einer versuchten Halbierung, dagegen hat er in seinem äußeren Abschnitt einen kegelförmigen Fortsatz gebildet, von dessen der Oberfläche des Eies anliegender Spitze eine deutliche divergierende Streifung nach innen zieht. Es ist dies der äußere Pol einer neuen Spindel, deren Achse auf der alten senkrecht steht. Man findet diese Eier in jenem Teil des Uterus, wo bei normaler Entwicklung der erste Richtungskörper ausgestoßen ist und die zweite Richtungsspindel sich zu bilden beginnt. Als solche haben wir auch die in unseren Eiern jetzt entstehende Spindel aufzufassen. In Fig. 50 sehen wir dieselbe etwa auf dem Stadium, welches für den regulären Verlauf durch die Fig. 34 repräsentiert wird, in Fig. 51, welche den Figuren 39 und 40 entspricht, ist die Spindel fertig gebildet. Wie sonst die zwei Doppelelemente, so werden in unserem Falle alle vier aus der ersten Teilung hervorgegangenen Doppelstäbchen in den Äquator der achromatischen Figur eingeordnet, so zwar, daß von jedem Element das eine Stäbchen dem äußeren, das andere dem inneren Pol zugekehrt ist. Meist ist die Lagerung eine solche, daß, wenn man sich in die Äquatorialebene ein Quadrat gelegt denkt, jedes Element die Mitte einer Quadratseite einnimmt (Fig. 51). Ein solches Bild, ohne Zweifel in der nämlichen Weise entstanden, findet sich auch bei Carnoy in Fig. 39 (Taf. XXVI). Nun erfolgt eine ganz reguläre Teilung, von jedem der vier Doppelstäbchen wird die eine Hälfte in einem großen einzigen Richtungskörper abgetrennt, die anderen vier Stäbchen bleiben im Ei und bilden den Eikern. Die Eier, welche diese Teilung erleiden, finden sich stets im Verein mit solchen, welche den zweiten Richtungskörper bilden. Sie sind, abgesehen von der Kernfigur, von den normalen Eiern nicht im geringsten verschieden; die Bildung der beiden Perivitellinhüllen und die allmählichen Wandlungen im Habitus des Eikörpers und des Spermatozoons, das alles zeigen sie in ganz der gleichen Weise, wie jene Eier, welche in der Bildung des zweiten Richtungskörpers auf dem gleichen Stadium stehen wie diese abnormen in der Bildung ihres einzigen. Fig. 52 stellt ein Ei dieser Entwicklungsreihe dar, von welchem der aus vier einfachen Stäbchen bestehende Richtungskörper bereits abgetrennt ist, während die vier im Ei zurückgebliebenen, von einer Membran umgeben, sich in das Gerüst des Eikerns umzuwandeln beginnen. Diese Eier erfahren, wie wir im nächsten Teil sehen werden, eine ganz normale Befruchtung und Furchung.

Zum Schluß möge noch ein Ei erwähnt werden, welches, an-

statt einen zweiten Richtungskörper zu bilden, sich in zwei gleich große Tochterzellen geteilt hatte, so daß man auf den ersten Blick ein Furchungsstadium vor sich zu haben glaubt. Jede der beiden Tochterzellen enthält zwei Stäbchen, die eine außerdem noch das Spermatozoon (Fig. 56). Dieses Ei, oder richtiger gesagt, diese zwei Eier, sind, wie viele andere des gleichen Individuums, noch dadurch merkwürdig, daß sich bei der Ausbildung von Ei- und Spermakern die Kernvakuole nicht um die chromatischen Elemente, sondern neben denselben bildet, während diese, dicht neben ihrer Vakuole, unverändert in der Zellsubstanz liegen.

B. Ascaris lumbricoides.

Die Reifeerscheinungen dieser Eier habe ich bereits kurz beschrieben [1]) und ich würde, bei der Übereinstimmung des Prozesses mit dem anderer Eier, nur eine kleine Ergänzung zu dem bereits Gesagten hier für nötig finden, wenn nicht mittlerweile eine Arbeit von CARNOY [2]) über Eireifung und Furchung einiger Nematoden erschienen wäre, welche auch dieses Objekt umfaßt.

Die Beschreibung, die CARNOY von dem Verlauf der Eireifung bei Ascaris lumbricoides giebt, ist so fundamental abweichend von meinen Befunden, zugleich so sehr im Widerspruch mit allen Erfahrungen über Zellteilung, mit Ausnahme jener, die CARNOY selbst gemacht hat, daß ich eine eingehende, mit Abbildungen belegte Schilderung des von mir konstatierten Verlaufs nicht für überflüssig halte.

Die Eier von Ascaris lumbricoides sind nach meinen Erfahrungen viel leichter zu behandeln, als diejenigen von Ascaris megalocephala. Pathologische Bilder, wie bei diesen, habe ich hier nie gesehen. Alkohol von 30 und 70 % hat mir stets die besten Resultate, wenigstens in bezug auf die chromatischen Elemente, geliefert. Viel ungünstiger als Ascaris meg. ist unser Objekt dagegen in bezug auf die Größen- und Zahlenverhältnisse. Als Demonstrationsobjekte für schwache Vergrößerung, wozu die Eier des Pferdespulwurms ein so vorzügliches Material bilden, sind die von Ascaris lumbricoides nicht zu brauchen.

In der „Wachstumszone" der Eiröhren zeigt das allmählich

---

1) Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München, II. Bd., 1886.

2) La Cellule, tom. III, fasc. I.

sich vergrößernde Keimbläschen den Bau eines typischen ruhenden Kernes: ein sehr zartes chromatisches Gerüst, dem exzentrisch ein achromatischer Nucleolus eingelagert ist; zur Bildung eines Keimflecks kommt es nicht.

In jenen Eiern, welche der Ablösung von der Rachis nahe sind, nimmt das Keimbläschen allmählich eine andere Struktur an. Das Chromatin zieht sich aus dem gleichmäßigen Reticulum auf eine Anzahl von stärker färbbaren Inseln zusammen, die zum großen Teil, vielleicht alle, der Membran des Keimbläschens angeschmiegt sind (Fig. 1, Taf. XXVIII). Im Innern wird ein äußerst zartes achromatisches Gerüst sichtbar. Allmählich nehmen die chromatischen Inseln eine bestimmtere Form an; in Eiern, welche zur Aufnahme des Spermatozoons reif sind, erscheinen sie stets als kurze Stäbchen, die aufs deutlichste eine Querteilung erkennen lassen, indem jedes aus zwei chromatischen Körnern besteht, die durch ein achromatisches Verbindungsstück zusammengehalten werden (Fig. 2 und ff.). Ihre Zahl beträgt ungefähr 24.

Für das Studium der Bildung der Richtungsspindel sind die Eier von Ascaris lumbricoides infolge der Kleinheit des Keimbläschens kein günstiges Objekt. Was ich darüber ermitteln konnte, scheint sich den entsprechenden Vorgängen bei Ascaris megalocephala (Typus Carnoy) enge anzuschließen. Das Keimbläschen des ausgewachsenen Eies zeigt bei beiden Arten im wesentlichen den gleichen Grad von Differenzierung, es ist bei beiden von einer deutlichen Membran umschlossen, welche die chromatischen Elemente, so wie sie in die erste Spindel eintreten sollen, fertig gebildet enthält und von einem achromatischen Gerüst erfüllt ist. Diese Substanz jedoch zeigt bei den Eiern von Ascaris meg. ein sehr dichtes Gefüge, sie erscheint wie grob granuliert und kompakter als das Protoplasma, bei denen von Ascaris lumbricoides dagegen ist sie äußerst zart, in Nelkenöl sogar nahezu verschwindend, so daß das Keimbläschen den Eindruck einer Vakuole macht. Damit scheint mir eine Differenz zusammenzuhängen, die sich in den folgenden Stadien zu erkennen giebt. Das Volumen des Keimbläschens von Ascaris meg. nimmt bei der Umbildung zur Spindel nicht ab, bei Ascaris lumb. dagegen geht mit der Spindelbildung eine ganz beträchtliche Schrumpfung des Keimbläschens Hand in Hand, wobei die achromatische Substanz successive ein immer dichteres Gefüge erlangt.

Ich schließe daraus, daß im ruhenden Keimbläschen der letzteren Art die entsprechende Menge achromatischer Substanz auf

einen größeren Raum verteilt ist, daß das Keimbläschen von Ascaris lumb. relativ größer ist, als dasjenige von Ascaris meg.

In den Figuren 3—13 habe ich eine Serie von Umbildungsstadien dargestellt. Das ruhende Keimbläschen liegt in dem vakuolenhaltigen Protoplasma, das wie aus größeren und kleineren Kugelschalen zusammengekittet erscheint. Auf dem optischen Schnitt macht dieses Fachwerk den Eindruck eines Netzes mit größeren und kleineren rundlichen Maschenräumen. Einzelne Fäden desselben setzen sich an die Membran des Keimbläschens an; es läßt sich nicht entscheiden, ob sie mit derselben ein Continuum bilden, etwa der STRASBURGER'schen Anschauung gemäß, wonach die Kernmembran nur eine differenzierte Rindenschicht des Protoplasmas ist, oder nicht.

Der Kern beginnt zunächst in seiner Begrenzung unregelmäßig zu werden. An einer oder an mehreren Stellen, bald an entgegengesetzten Enden, bald benachbart, zeigt die Membran konkave Dällen, welche den Kernraum verkleinern und demselben sofort ein kompakteres Aussehen verleihen (Fig. 3 und 4). Man kann sich diesen Prozeß am besten so vorstellen, daß die an das Keimbläschen angrenzenden Vakuolen demselben Flüssigkeit entziehen und dadurch wachsend gegen den Kernraum vordringen, dessen achromatische Teilchen infolgedessen dichter aneinander rücken müssen.

Die weitere Entwicklung besteht lediglich in einer progressiven Fortbildung dieser Anfänge. Die Buchten, die gegen den Kern vordringen, werden nach und nach zahlreicher, seine Gestalt infolgedessen immer unregelmäßiger (Fig. 5, 6, 7).

Meist zeigt sich jedoch ein Durchmesser den anderen an Länge beträchtlich überlegen. Je mehr dieser Prozeß fortschreitet, um so kleiner wird der Kern, um so dunkler sein Inhalt; er nimmt mehr und mehr den Ton der Kernmembran an, so daß diese schließlich nicht einmal mehr als eine dichtere Rindenschicht wahrzunehmen ist. In Fig. 5 ist die Membran des Keimbläschens an der unteren Seite noch ziemlich deutlich als dunklere Linie zu erkennen, während sie im übrigen Teil bereits verschwunden ist.

Diese unregelmäßigen Figuren erinnern entschieden an die Spindelbildung bei Asc. meg.; die hier so deutlich ausgeprägte streifige Differenzierung habe ich jedoch bei Asc. lumb. in diesem Stadium nicht wahrnehmen können, woran die Kleinheit des Objektes schuld sein mag.

Eine Abgrenzung der Kernsubstanz vom Protoplasma ist nicht

möglich, die Zacken und Spitzen des Kerns scheinen kontinuierlich in das Fachwerk der Zellsubstanz überzugehen.

Gleichzeitig mit der beschriebenen Umbildung des kugeligen, vakuolenartigen Keimbläschens in einen kompakten, amöboid aussehenden Körper vollzieht sich eine Dislocierung der chromatischen Elemente, in der Weise, daß die zum größten Teil oder sämtlich an der Innenseite der Membran gelegenen Stäbchen auf einen kleinen Raum in der Mitte der achromatischen Figur zusammengedrängt werden (Fig. 5, 6, 7, 8). Eine Analyse des Chromatins auf diesem Stadium ist unmöglich; es könnte sowohl ein Haufen einzelner Körner als ein kontinuierlicher, dicht zusammengewundener Faden vorliegen, und nur der Umstand, daß vorher die charakteristischen Doppelstäbchen vorhanden waren und daß diese Stäbchen in der fertigen Spindel genau in derselben Weise und in der gleichen Zahl wieder zum Vorschein kommen, berechtigt uns zu der Behauptung, daß sie während dieser Zeit, äußerlich wenigstens, keine Umwandlung erfahren.

Allmählich tritt die Spindelform des achromatischen Körpers deutlicher hervor, indem die seitlichen Zacken und Kanten sich rückbilden und nur zwei opponierte Zipfel bestehen bleiben (Fig. 8 und 9). Ist dieses Stadium erreicht, so ändert sich das Aussehen der Figur, sie vergrößert sich, nimmt eine regelmäßige Spindelform an, wird bedeutend lichter und läßt eine leichte faserige Differenzierung erkennen (Fig. 10). Bei diesem Aufquellen werden die chromatischen Elemente wieder auseinandergetrieben und mehr oder weniger weit im Raum der Spindel verteilt. Hieran schließen sich dann Bilder, wo sie, mit ihrer Längsrichtung der Spindelachse parallel, von beiden Seiten her der Aquatorialebene zustreben (Fig. 11), bis sie hier zu einer äußerst regelmäßigen Platte angeordnet sind (Fig. 13). Betrachtet man eine solche Spindel vom Pol (Fig. 12), so sieht man, wie die chromatischen Elemente ziemlich gleichmäßig im Bereich einer kreisförmigen oder unregelmäßig begrenzten Fläche verteilt sind. Hier ist es sehr leicht, eine Zählung vorzunehmen. Wie im ruhenden Keimbläschen, so habe ich auch hier meistens die Zahl 24 erhalten, allein einige Male auch 25. Es ist unter Umständen schwer zu entscheiden, ob man ein Korn als ein oder zwei Elemente zu rechnen hat.

Im Profil tritt die Querteilung aufs deutlichste hervor. Die achromatischen Halbierungsstellen aller Elemente liegen genau in der Aquatorialebene, so daß man schon jetzt den Eindruck von zwei parallelen, dicht aneinander gelegten Platten erhält.

Die Spindel ist mittlerweile an die Oberfläche des Eies gestiegen und fällt meistens mit ihrer Achse in einen Eiradius; doch ist auch eine schiefe Stellung nicht ganz selten (Fig. 19).

Wie bei Asc. meg. (Typus CARNOY), so geht auch hier dem Auseinanderweichen der Tochterplatten eine Verkürzung und überhaupt Verkleinerung der achromatischen Figur voraus, die Spindel nimmt Tonnenform an, die Faserung verschwindet. In den Figuren 14, 15 und 16 ist die Wanderung der Tochterelemente zu den Polen in verschiedenen Stadien dargestellt. Der Prozeß der Teilung und Wanderung vollzieht sich an allen Stäbchen ganz gleichzeitig und gleichmäßig, so daß die jedem Pol zustrebenden Hälften stets in einer Ebene verbleiben. Dabei werden sie immer näher aneinander gepreßt, so daß schließlich zwei fast homogene chromatische Platten vorzuliegen scheinen; nur mit Mühe erkennt man eine Zusammensetzung derselben aus einzelnen Körnern. Zwischen den Tochterplatten erscheinen undeutliche Verbindungsfasern. Schließlich liegt die äußere Tochterplatte direkt unter der Eioberfläche, die innere scheint meistens auch an der dem Ei-Zentrum zugekehrten Seite von achromatischer Kernsubstanz bedeckt zu sein. Die ganze Figur hat bis zu diesem Stadium immer mehr an Volumen eingebüßt; fast die ganze Masse der Spindel ist (Fig. 16 und 17) in dem kleinen Raum zwischen den Tochterplatten enthalten.

Die Abtrennung des ersten Richtungskörpers erfolgt in der Weise, daß ein größeres oder kleineres linsenförmiges Stück des Eies, welches die äußere Tochterplatte enthält, durch Vermittlung einer Zellplatte losgelöst wird (Fig. 17). War die Spindel zur Eioberfläche schief gerichtet (Fig. 19), so schneidet die Trennungsfläche tiefer in den Eileib ein (Fig. 20). Das abgetrennte Stück wird alsbald homogen, so daß nur noch die chromatische Substanz als eine der äußeren Perivitellinschicht angeschmiegte kleine Platte sich erkennen läßt.

Die im Ei zurückgebliebenen Hälften der Stäbchen liegen hier anfänglich in einem dichten, der Eioberfläche anliegenden Hof achromatischer Substanz (Fig. 18, 20), der allmählich lockerer wird und nicht selten eine kugelige oder ellipsoide Gestalt annimmt (Fig. 21). Auf solche Bilder gestützt, habe ich früher angegeben, daß zwischen der Bildung der beiden Richtungskörper eine Kernrekonstruktion stattfinde. Ich nehme dies jetzt zurück, indem man meiner Meinung nach von einer Rekonstruktion des Kerns nur dann sprechen darf, wenn sich die Tochterelemente

in ein Gerüst auflösen, ein solcher Zustand aber in unserem Fall nie durchgemacht wird, die chromatischen Körner vielmehr, ohne ihre Selbständigkeit aufgegeben zu haben, in die zweite Richtungsspindel eintreten. Hier erscheinen sie, wenn sie bereits zu einer regelmäßigen Äquatorialplatte angeordnet sind, noch als einfache Körner (Fig. 22 *a*); erst allmählich nehmen sie die Form von Stäbchen an, die zur Spindelachse parallel stehen und in der Äquatorialebene eine Querteilung deutlich erkennen lassen (Fig. 23). Auf diesem Stadium zeigt die zweite Spindel, abgesehen von der Größe der Elemente, im Profil und vom Pol völlige Übereinstimmung mit der ersten; die Zahl der Stäbchen läßt sich wieder als 24 bestimmen (Fig. 22 *b*).

Die Wanderung der beiden Tochterplatten zu den Polen der verkürzten Spindel und die Abtrennung der äußeren mit *einem* kleinen linsenförmigen Stück der Zellsubstanz erfolgt genau wie bei der Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 24—26).

Das Ei von Asc. lumb. besitzt annähernd die Form eines langgestreckten Rotationsellipsoids. Carnoy hat die Beobachtung gemacht, daß der erste Richtungskörper im Äquator, der zweite an einem Pole dieses Körpers abgetrennt wird. Ich konnte dieses Verhalten an meinen Präparaten gleichfalls sehr konstant beobachten; einzelne Abweichungen kommen aber doch vor. Ich habe sogar Fälle beobachtet, in denen die beiden Richtungskörper im gleichen Eiradius lagen.

Besondere Mühe habe ich darauf verwendet, festzustellen, ob wirklich auch bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Halbierung der einzelnen Elemente erfolgt, und nicht etwa die halbe Anzahl derselben ohne Teilung entfernt würde. Denn bei der Mannigfaltigkeit der karyokinetischen Prozesse, die von Carnoy vertreten wird, und bei der spezifischen Bedeutung, die nach Weismann der Bildung des zweiten Richtungskörpers zukommen soll, ist es von Wert, in jedem einzelnen Fall den Verlauf des Prozesses festzustellen. Schon die in der Aquatorialebene angedeutete Querteilung der Stäbchen läßt ja kaum einen Zweifel, daß eine Spaltung derselben eintreten wird, ein vollgültiger Beweis aber wird dadurch geliefert, daß sich in manchen Fällen in den Tochterplatten bei sehr guter Konservierung und weniger dichter Lagerung die Zahl der konstituierenden Elemente annähernd bestimmen läßt (Fig. 27), wobei ich dann stets ungefähr die Zahl 24 erhalten habe.

Wenn ich nun auf Grund dieser Befunde die Carnoy'schen Resultate einer Kritik unterziehe, so muß ich im voraus bemerken, daß ein Teil unserer Differenzen vielleicht in einer Variabilität der Eier seinen Grund haben mag. Man kann in dieser Hinsicht bei der Beurteilung der Beobachtungen anderer Autoren nicht vorsichtig genug sein, wie uns das Beispiel von Ascaris megalocephala gelehrt hat. Freilich habe ich bei Asc. lumb., obgleich ich Eier von vielen verschiedenen Individuen zu verschiedenen Zeiten gesammelt und untersucht habe, an Alkohol-, Salpetersäure- und Pikrin-Essigsäure-Präparaten stets genau die gleiche Anordnung vorgefunden, immer die nämliche Zahl von Stäbchen, die durch Querteilung die Tochterplatten liefern. Auch zeigen viele der Carnoy'schen Abbildungen eine genügende Übereinstimmung mit den meinigen, um eine Identität des Untersuchungsobjekts fast gewiß erscheinen zu lassen.

Carnoy berichtet vom Bau des Keimbläschens des zur Befruchtung reifen Eies, daß scheinbar das Chromatin in Form von getrennten Stäbchen vorliege, daß diese aber durch achromatische Fädchen verbunden seien, die man als des Chromatins beraubte Abschnitte eines kontinuierlichen Knäuels betrachten müsse. Mag diese Anschauung richtig sein oder nicht, so ergiebt sich daraus doch, daß Carnoy dieselben Bilder vor sich gehabt hat, wie ein solches in meiner Figur 1 dargestellt ist.

Von der schon im Keimbläschen angedeuteten Querteilung der Stäbchen hat er dagegen weder jetzt noch später etwas wahrgenommen. Desgleichen giebt er kein Bild von der Entstehung der ersten Richtungsspindel, und was hierüber im Text gesagt ist, das scheint mir nach den Erfahrungen an anderen Objekten schematisiert zu sein. Die fertige Spindel zeigt, wie an meinen Präparaten, eine aus kurzen Stäbchen gebildete Äquatorialplatte, deren Zahl nach Carnoy ungefähr und mindestens 12 betragen soll. Ob diese Angabe als genau betrachtet werden darf, weiß ich nicht. Carnoy sagt nicht, ob er die Zählung bei seitlicher oder bei polarer Ansicht vorgenommen hat; im ersteren Fall ist eine genaue Zahlenbestimmung unmöglich. Die Flächenansicht der Äquatorialplatte aber findet sich bei Carnoy weder gezeichnet, noch im Text erwähnt, so daß es zweifelhaft ist, ob er sie überhaupt gesehen hat.

An das Stadium der fertigen Spindel reiht Carnoy ein Bild, entsprechend meiner Fig. 10, welches ohne Zweifel ein dem vorigen vorhergehendes Stadium repräsentiert. Carnoy giebt zu, daß eine

solche Interpretation möglich ist, allein er benutzt es doch, um zu einem folgenden überzuleiten: die Spindel mit wohl ausgebildeter Äquatorialplatte soll sich in einen ruhenden Kern zurückverwandeln. „En effet, après s'être maintenue pendant un certain temps, la figure revient sur elle-même etc.“

Dieser Kern bildet dann durch direkte Teilung (sténose) den ersten Richtungskörper, von welchem Prozeß wir nichts als die Endstadien (Fig. 208 und 209) vorgeführt bekommen, die den Endstadien einer karyokinetischen Teilung völlig entsprechen: wir sehen eine äußere und innere Tochterplatte, die durch Verbindungsfasern in Zusammenhang stehen.

Carnoy's Figuren enthalten also zwei typische Stadien der karyokinetischen Teilung: eine Spindel mit Äquatorialplatte und eine Spindel mit Tochterplatten. Allein trotzdem soll die letztere nicht in der allgemein verbreiteten Weise aus der ersteren hervorgehen, sondern eine völlige Rückbildung der Spindel in den ruhenden Kern sich vollziehen, der dann durch direkte Teilung jene Endstadien liefert. Und dieser Prozeß, der die ganze Karyokinese auf den Kopf stellt, wird repräsentiert durch zwei Stadien, von denen überdies das eine (Fig. 206) als ein der fertigen Spindel vorhergehendes allgemein bekannt ist, das andere (Fig. 207) aber, welches den „ruhenden Kern“ darstellt, sich wohl bei einer Drehung des Eies als die polare oder nahezu polare Ansicht einer Spindel entpuppen dürfte, wie eine solche etwa in Fig. 206 bei seitlicher Ansicht gezeichnet ist.

Nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers verbreiten sich, wie auch ich berichtet habe, die Chromatinsegmente im Innern der zurückgebliebenen achromatischen Substanz, die von neuem mehr oder weniger das Aussehen eines ruhenden Kernes gewinnt. Ob bei den Carnoy'schen Eiern wirklich eine Rekonstruktion erfolgt, oder ob er sich, wie früher auch ich, durch die unregelmäßige Verteilung der Elemente hat täuschen lassen, wage ich nicht zu entscheiden. Nun soll sich der gleiche Prozeß vollziehen, wie das erste Mal: Ausbildung der Spindel bis zum Stadium der fertigen Aquatorialplatte, Rückbildung dieser Figur zu einem ruhenden Kern, Bildung des zweiten Richtungskörpers durch direkte Teilung. Die Bilder, die Carnoy von der zweiten Richtungsspindel giebt, sind zum Teil, wie Fig. 212, 217, 218, von den meinigen abweichend, indem die chromatischen Elemente, die ich in allen Stadien als Körner oder kurze Stäbchen gesehen habe, hier zu langen, körnigen Fäden ausgezogen sind. Ein prin-

zipieller Unterschied liegt darin jedoch nicht. Obgleich CARNOY die Bildung des zweiten Richtungskörpers durch eine große Zahl von Figuren veranschaulicht, ist doch die Beweisführung keineswegs strenger als für die erste Teilung. Alle seine Bilder, mit Ausnahme der Figuren 221 und 222, stellen bekannte Stadien einer regulären, karyokinetischen Teilung dar, und gegen die zwei citierten Figuren, welche den aus der rückgebildeten Spindel entstandenen ruhenden Kern veranschaulichen sollen, hege ich den gleichen Verdacht, wie gegen Fig. 207, daß es nur polare oder schräge Ansichten von vielleicht schlecht konservierten Spindeln seien.

Zu seiner eigentümlichen Auffassung des Entwicklungsganges gelangt CARNOY aber dadurch, daß er die gleichen Stadien einmal für die Ausbildung und dann für die Rückbildung verwendet, auf welche Art man natürlich auch beweisen kann, daß der Richtungskörper, nachdem er ausgestoßen ist, wieder ins Ei zurückkehrt, um vielleicht zum zweiten Mal ausgestoßen zu werden. So finden wir annähernd das gleiche Bild in Fig. 212 und 217 für die Bildung der Spindel, in Fig. 220 für die Rückbildung und in Fig. 223 für die Vorbereitung des ruhenden Kernes zur direkten Teilung benützt. CARNOY könnte versuchen, die Lagerung der zweiten Spindel, die, wie er konstatiert hat, in den meisten Fällen vom Äquator, wo der erste Richtungskörper sich abgelöst hat, zu einem der Pole wandert, als Beweis heranzuziehen, daß diese identischen Bilder wirklich zweimal vorkommen. Allein einerseits ist diese Lageverschiebung doch nicht ganz konstant und vollzieht sich einmal rascher, ein anderes Mal langsamer, andererseits scheinen die Figuren 220 und 223, auf die es hier ankäme, nicht optische Längsschnitte, sondern Äquatorialschnitte von Eiern darzustellen, da sie wohl bei derselben Vergrößerung entworfen sind wie die Fig. 222.

Jedenfalls also liefern die gezeichneten Präparate CARNOY's nicht den geringsten Anhaltspunkt, der uns zu der Annahme eines vom Schema der Karyokinese abweichenden Verlaufs nötigen könnte.

C. Die Beziehungen der beschriebenen Befunde zur Karyokinese überhaupt und zu der Richtungskörperbildung anderer Eier.

Einen für alle bekannten Fälle gültigen Verlauf der karyokinetischen Teilung glaube ich etwa in folgender Weise entwerfen zu können: Zusammenziehung des chromatischen Kernmaterials in eine (bestimmte) Anzahl isolierter Stücke von charakteristischer, nach der Zellart wechselnder Form, die chromatischen Elemente; Ausbildung einer achromatischen Fadenfigur, sei es aus Kern-, sei es aus Zellsubstanz, mit zwei Polen; Lagerung der chromatischen Elemente, soweit dies ihre Zahl, Form und Größe gestattet, in der Äquatorialebene der achromatischen Figur; Teilung der chromatischen Elemente in zwei Hälften, von denen jede einem anderen Pol zugeführt wird; Auflösung der Tochterelemente in das Gerüst zweier neuer Kerne.

Betrachten wir zuerst, ob und in welcher Weise die chromatischen Elemente der Ascarideneier sich diesem Schema unterordnen lassen. Auf dem frühesten Stadium, welches wir von Ascaris lumbricoides kennen gelernt haben, zeigt das Keimbläschen den typischen Bau des ruhenden Kernes, und wir sind zu der Annahme berechtigt, daß aus dem hier vorhandenem Gerüst die chromatischen Elemente in ganz der gleichen Weise hervorgehen, wie in anderen Fällen, wenn sich auch das Detail dieser Umbildung wegen der Kleinheit des Objekts nicht feststellen läßt. Die Anordnung der Elemente zu einer äquatorialen Platte, ihre Querteilung und die Bildung der Tochterplatten, dies alles ist uns in der gleichen Weise von vielen anderen Kernteilungen, besonders aus dem Kreis der Arthropoden, bekannt. Abweichend an der ganzen Richtungskörperbildung ist nur das Verhalten der im Ei zurückbleibenden Tochterelemente nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, indem dieselben sich nicht in ein Gerüst auflösen, sondern isoliert bleiben und so direkt als die Mutterelemente in der nächsten Spindel erscheinen. — Wie in allen Fällen, in denen die Zahl der Elemente Gegenstand besonderer Aufmerksamkeit gewesen ist, so konnten wir dieselbe auch bei Ascaris lumbricoides als konstant, und zwar wahrscheinlich in allen Fällen 24 betragend, erkennen. Diese Zahl ist, wie aus dem Verlauf des ganzen Prozesses hervorgeht und auch direkt durch die Beobachtung festgestellt worden ist, für die beiden aufeinanderfolgenden Teilungen die gleiche.

In dem Keimbläschen der Eier von Ascaris megalocephala, Typ. CARNOY, sind auf dem frühesten Stadium, welches wir besprochen haben, bereits zwei selbständige Chromatinportionen vorhanden, die wir als chromatische Elemente anzusprechen haben. Über die Bildung dieser Elemente ist uns nichts Sicheres bekannt. Gewiß gehen sie in irgend welcher Weise aus einem typischen Kerngerüst hervor. Allein diese Umbildung des Reticulums in die chromatischen Elemente, die bei anderen Zellen und auch bei manchen Eiern (Asc. lumb.) direkt der Teilung vorhergeht, scheint sich bei den meisten Eiern in einer langen Periode und auf Umwegen, die noch nirgends genau erforscht sind, zu vollziehen, wodurch eben zum Teil die specifische Struktur der meisten Keimbläschen bedingt wird.

Die beiden chromatischen Elemente verhalten sich in der Folge genau wie die von Ascaris lumb. Wie diese werden sie in die Äquatorialebene der Spindel gelagert und teilen sich (der Länge nach) in je zwei Tochterelemente, die zu entgegengesetzten Polen wandern. Die beiden im Ei verbleibenden Tochterelemente lösen sich nicht in ein Kerngerüst auf, sondern werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten Spindel, wo sie sich abermals der Länge nach teilen. Erst die zwei aus dieser Teilung hervorgehenden, im Ei zurückbleibenden Tochterelemente bilden das Gerüst eines ruhenden Kerns, des Eikerns. Auch hier finden wir also eine ganz konstante Zahl, nämlich zwei Elemente, sowohl in verschiedenen Eiern, als auch in den beiden aufeinanderfolgenden Teilungen des gleichen Eies.

In ganz der gleichen Weise endlich vollzieht sich der Prozeß bei den Eiern des VAN BENEDEN'schen Typus, mit dem einzigen Unterschied, daß hier *nur ein einziges chromatisches Element* existiert, die geringste mögliche Zahl, wodurch diese Eier wohl ein Unikum in der ganzen organischen Welt darstellen werden.

Es liegen bereits mehrfache Angaben vor, daß die Teilung der chromatischen Elemente sich in manchen Fällen schon zu einer Zeit vorbereitet, wo von der achromatischen Teilungsfigur noch keine Spur nachweisbar ist; der frappanteste dieser Fälle ist wohl der neuerdings von FLEMMING [1]) bei der äußerst interessanten „heterotypischen Teilungsform“ konstatierte.

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. An., Bd. 29.

Wir haben ein solches Verhalten auch bei den Ascariden-Eiern feststellen können. Im Keimbläschen von Ascaris lumbricoides zeigen die 24 Stäbchen lange die deutlichste Querteilung, ehe das Keimbläschen sich zur Spindel umzuwandeln beginnt. Viel ausgeprägter aber finden wir diese frühzeitige Vorbereitung der Teilung in den Eiern von Ascaris megalocephala. Während wir sonst nur zweiteilige Elemente kennen, haben wir hier vierteilige vor uns: in jedem Element ist nicht nur die Teilung in zwei Tochterelemente, sondern auch die Teilung dieser Tochterelemente selbst, die erst bei der zweitfolgenden Kernteilung zum Vollzug kommen soll, vorbereitet; in dem Element des Keimbläschens sind die Elemente der vier Enkelzellen bereits vorhanden.

Es führt uns dies auf das ungewöhnliche Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden aufeinanderfolgenden Teilungen zurück. Wir haben es in demselben offenbar mit einer Rückbildung zu thun, die mit der rudimentären Natur der Richtungskörper in Zusammenhang steht. Ohne Zweifel haben sich ursprünglich die aus der ersten Teilung hervorgegangenen Tochterelemente in ein Kerngerüst umgewandelt, aus dem dann erst in der gewöhnlichen Weise die Elemente der zweiten Spindel entstanden sind. Eine Tendenz, die beiden aufeinanderfolgenden und einander Punkt für Punkt wiederholenden Prozesse in einen zusammenzuziehen, hat dazu geführt, zunächst dieses Ruhestadium zu beseitigen; die Tochterelemente der ersten Spindel werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten. Da diese demnach schon längst, ja schon bevor die erste Spindel zur Ausbildung kommt, im noch ruhenden Keimbläschen, als die Hälften der hier vorhandenen Elemente, gegeben sind, so kann sich auch die Teilung, die sie in der zweiten Spindel erleiden sollen, hier schon vorbereiten: das Element des Keimbläschens wird vierteilig. Damit ist ein zweiter Schritt zu einer Abkürzung des Verlaufs gethan.

Wie diese Rückbildung noch einen Schritt weiter gehen kann, haben wir an jenen Eiern des Carnoy'schen Typus kennen gelernt, wo die erste Teilung sich nur noch an den chromatischen Elementen allein vollzieht, während die Kern- und Zellteilung unterbleibt, wobei die Zahl der Elemente verdoppelt werden muß. Hier kommt nur noch die zweite Zellteilung zustande.

Es scheint mir, als wäre dieses völlige Ausfallen einer Teilung geeignet, einiges Licht über gewisse bis jetzt ganz rätselhafte Erscheinungen zu verbreiten. Hierher gehört vor allem jene auf

halbem Wege stehen bleibende und wieder rückschreitende Kernteilung in den Eiern von Thysanozoon Diesingii, welche SELENKA[1]) beschrieben hat. Vor Bildung der Richtungskörper nämlich, deren hier, nachdem die Eier ins Wasser gelangt sind, ganz regulär zwei ausgestoßen werden, geht an diesen Eiern noch im Mutterleibe ein eigentümlicher Prozeß vor sich. Das Keimbläschen mit Keimfleck wandelt sich in eine typische Spindel mit mächtiger Protoplasmastrahlung um, die man nach der Zeit ihres Erscheinens für nichts anderes als die erste Richtungsspindel halten könnte. Nach dem Modus der Salamanderkerne entsteht ein „Aster", es vollzieht sich die Metakinese, und es kommt zur Bildung regulärer Tochtersterne. Allein weiter schreitet der Prozeß nicht, Spindel und Polsonnen verschwinden allmählich, und es bildet sich ein typischer ruhender Kern aus, der die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Keimbläschens verloren hat. Dieser Vorgang läßt sich vollkommen mit dem von mir für Ascaris megalocephala als abnorm beschriebenen in Parallele bringen. In beiden Fällen vollzieht sich die Halbierung der Chromatinelemente und ihre Sonderung in zwei Gruppen, welche sonst den Tochterkernen ihre Entstehung geben — hier macht die Entwickelung Halt. Der Unterschied, daß bei Thysanozoon nun ein ruhender Kern entsteht, bei Ascaris nicht, ist kein essentieller, da bei dem Spulwurm auch nach der normalen Kern- und Zellteilung die Rekonstruktion unterbleibt. Es scheint mir deshalb keinem Zweifel zu unterliegen, daß wir den Fall SELENKA's nach dem am Ascarideneі konstatierten zu beurteilen haben, daß auch bei Thysanozoon ursprünglich eine Zellteilung stattgefunden hat, die rückgebildet worden ist. Von Wichtigkeit wäre es nun, über die Bedeutung dieser Teilung ins klare zu kommen. Eine Teilung des ausgewachsenen, mit Keimbläschen versehenen Eies kennen wir bloß in der Richtungskörperbildung. Es läßt sich deshalb kaum eine andere Annahme machen, als daß die rückgebildete Teilung bei Thysanozoon ursprünglich zur Entstehung eines Richtungskörpers führte, um so mehr als uns in diesem Fall das Ausfallen der Teilung, für das wir ja bei Ascaris megalocephala ein unbestreitbares Beispiel kennen gelernt haben, am ehesten verständlich ist.

Ist aber diese Interpretation richtig, so kommen wir zu dem Resultat, daß das Ei von Thysanozoon Diesingii früher drei primäre

1) SELENKA, Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralbl., Bd. I, No. 16.

Richtungskörper gebildet hat, da ja nach den Angaben SELENKA's noch jetzt deren zwei ausgestoßen werden.

Weiterhin betrachte ich als eine Erscheinung, die durch den in Rede stehenden Befund einer Erklärung zugänglich wird, die sonderbare zweite Längsspaltung der auseinander weichenden Tochterelemente vor der Rekonstruktion der Tochterkerne. Solche Fälle sind vereinzelt von FLEMMING und CARNOY beobachtet worden; der VAN BENEDEN'sche von der ersten Furchungsspindel der Ascaris megalocephala, ist, wie ich in einer späteren Mitteilung zeigen werde, höchst wahrscheinlich anders zu deuten. In jüngster Zeit gelang es FLEMMING[1]), die in Rede stehende Erscheinung als eine ganz konstante bei der „heterotypischen" Teilung der Spermatocyten von Salamandra festzustellen. Daß sie kein wesentliches Moment bei der karyokinetischen Teilung ausmacht, das wird durch das isolierte Vorkommen hinlänglich bewiesen. Es wäre nun, meiner Meinung nach, ganz wohl denkbar, daß in solchen Fällen, wo auf eine zweimalige Spaltung der chromatischen Elemente eine einmalige Kern- und Zellteilung trifft, gerade wie bei der beschriebenen abnormen Richtungskörperbildung, eine Kern- und Zellteilung ausgefallen ist, die mit dieser verbundene Teilung der chromatischen Elemente sich aber erhalten hat, was zu einer Verdoppelung ihrer Zahl führt. Die Rückbildung wäre etwa in folgender Weise zu denken: bei Beginn derselben haben sich die Tochterelemente ganz regulär ohne Spaltung in ein Gerüst aufgelöst, dieses hat sich dann, als sollte eine zweite Zellteilung stattfinden, wieder in die einzelnen Elemente kontrahiert, welche nun eine Teilung erleiden: aber die Kernteilung kommt nicht mehr zu stande, sondern die erzeugte doppelte Zahl der Elemente geht von neuem in ein einziges Kerngerüst über. Später hat sich dann der Prozeß vereinfacht, die erste Rekonstruktion wird beseitigt, die Teilung der chromatischen Elemente vollzieht sich direkt an den aus der vorhergehenden Teilung stammenden Tochterelementen.

Endlich mag hier noch eine Beobachtung STRASBURGER's[2]) herangezogen werden. Bei Corydalis cava vermehren sich die Kerne im Wandbeleg des Embryosackes sehr reichlich durch karyokinetische Teilung, es treten jedoch nicht zwischen allen Kernen Scheidewände auf, so daß zunächst mehrkernige Zellen

---

1) l. c.
2) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. 1880. pag. 23.

entstehen, deren Kerne schließlich alle zu einem einzigen verschmelzen.

Wir müssen, wie ich glaube, die einzelnen besprochenen Erscheinungen als Glieder einer Reihe betrachten und haben damit eine ziemlich continuierliche Serie von Rückbildung der Kern- und Zellteilung vor uns. Am wenigsten rudimentär ist der von STRASBURGER erkannte Prozeß: die Kernteilung erfolgt ganz normal, es entstehen zwei typische Tochterkerne, aber diese verschmelzen wieder zu einem einzigen Kern. Bei Thysanozoon und Ascaris megalocephala kommt es nur noch zur Bildung von Tochtersternen oder Tochterplatten, schon von hier aus tritt eine rückschreitende Entwickelung zu einem einzigen ruhenden Kern ein. Bei den Zellen FLEMMING's und CARNOY's endlich vollzieht sich nur noch eine Teilung der chromatischen Elemente, ohne daß der Versuch gemacht würde, die entstehenden Hälften in zwei Gruppen zu sondern.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich eine Vermutung äußern, die sich auf die wichtige Entdeckung WEISMANN's bezieht, daß bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur ein einziger Richtungskörper ausgestoßen wird, während dieselben Eier, sobald sie befruchtet werden, zwei solche Zellen bilden. Ich bin der Überzeugung, daß es sich hier um ganz den gleichen Prozeß handelt, wie bei jenen Ascarideneiern, die nur einen Richtungskörper bilden, daß nämlich auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern zwei aufeinander folgende Teilungen eingeleitet werden, aber nur die eine wirklich zu stande kommt, die andere dagegen, und zwar wohl sicher die zweite, sich im wesentlichen auf die Teilung der chromatischen Elemente beschränkt, welche Rückbildung mehr oder weniger weit ausgebildet sein kann. Vielleicht entsteht, wenigstens in manchen Fällen, noch eine zweite Richtungsspindel mit Tochterplatten, die dann in den Ruhezustand zurückkehrt, oder es erfolgt nur einfach noch eine Teilung der Elemente. Es wäre dann die parthenogenetische Entwickelung nicht so aufzufassen, daß die Bildung des zweiten Richtungskörpers unterbliebe, sondern eher so, daß dieser zwar entsteht, aber im Ei zurückgehalten wird und nun sein Kern mit dem Eikern verschmilzt. Der zweite Richtungskörper würde so gewissermaßen die Rolle des Spermatozoons übernehmen, und man könnte nicht ohne Berechtigung den Satz aussprechen: Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper.

Wir haben oben als einzige Differenz der Richtungskörperbildung von der Karyokinese anderer Zellen das Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Teilungen hervorgehoben. Dabei haben wir jedoch immer nur die eine der beiden aus der Teilung hervorgehenden Zellen im Auge gehabt; die andere, der Richtungskörper ist ganz unberücksichtigt geblieben. Weder in der ersten, noch in der zweiten dieser Zellen kommt es zu einer Kernrekonstruktion; die chromatischen Elemente bleiben so, wie sie aus der Teilung hervorgegangen sind, bestehen, bis sie zu Grunde gehen.

Es fragt sich demnach, ob die ausgestoßenen Elemente von den im Ei zurückbleibenden verschieden sind, oder ob sich ihr abweichendes Verhalten dadurch erklärt, daß sie unter anderen Existenzbedingungen sich befinden als jene. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Frage im letzteren Sinn entschieden werden muß. Denn wir haben gesehen, daß die ausgestoßenen Elemente in allen Fällen, in denen sie abnormerweise im Ei zurückgehalten werden, sich genau in der nämlichen Weise verhalten, wie diejenigen, welche im regulären Verlauf des Prozesses hier verbleiben. Wir wissen, daß, wenn die zwei Tochterelemente der ersten Richtungsspindel, die für den ersten Richtungskörper bestimmt sind, im Ei zurückbleiben, sie alle weiteren Umbildungen bis zum Übergang in das Gerüst des Eikerns in der gleichen Weise erleiden, wie die zwei anderen, normalerweise bevorzugten; wir wissen, daß die beiden Stäbchen des zweiten Richtungskörpers einen „Eikern" zu liefern im stande sind, der sich von dem normalen in keiner Weise unterscheidet. Wir haben dadurch, wie sich im nächsten Teil noch deutlicher ergeben wird, ein mächtiges Argument gewonnen gegen alle jene Anschauungen, welche die Bildung der Richtungskörper als eine Einrichtung zur Entfernung von Kernmaterial betrachten, welches für die Kopulation der Geschlechtszellen oder für die Embryonalentwickelung hinderlich sei.

Hinsichtlich der achromatischen Kernfigur ist vor allem die Entstehungsweise der Spindel und das völlige Fehlen der Polstrahlung von Bedeutung. Der seit langer Zeit geführte Streit, ob die Kernspindel aus Kern- oder aus Zellsubstanz hervorgeht, konnte für Ascaris megalocephala (Typ. Carnoy) mit voller Sicherheit im ersteren Sinn entschieden werden. Die Spindel entsteht

hier und wahrscheinlich auch bei Ascaris lumbricoides, ausschließlich aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens. Ihre Bildung weicht von dem, was wir an anderen Zellen hierüber wissen, nicht unerheblich ab. Gewöhnlich scheint das Auftreten der zwei Pole das Primäre zu sein; sie sind häufig zu einer Zeit vorhanden (O. HERTWIG, Fol., Mark etc.), wo die Kernstruktur noch keine dizentrische Anordnung erkennen lässt. Erst allmählich nehmen chromatische und achromatische Kernbestandteile eine bestimmte Lagerung zu diesen Punkten an. In unserem Fall verhält es sich anders. Wenn die achromatische Substanz des Keimbläschens ihre Bewegung beginnt, indem sie eine unregelmäßig zackige Gestalt annimmt und eine faserige Differenzierung in ihr deutlich wird, ist von den zwei Polen noch nichts wahrzunehmen und nichts deutet ihre spätere Lage an. Die achromatische Figur erinnert an die unregelmäßigen mehrpoligen Spindeln, wie solche als pathologische Erscheinungen bei den Seeigeleiern von den Brüdern HERTWIG beschrieben und in den Figuren 22, 23 (Taf. V) Fig. 3 (Taf. VI) und anderen abgebildet worden sind. Es scheint mir, daß zwischen diesen beiden Fällen nicht bloß eine oberflächliche Ähnlichkeit, sondern eine fundamentale Übereinstimmung besteht. Der Kern des Seeigeleies besitzt, wie das Keimbläschen von Ascaris, an sich die Fähigkeit, die faserige Differenzierung durchzumachen und sich zu teilen. Allein dieser Prozess ist hier normalerweise mit dem Auftreten zweier körperlicher Pole des Protoplasmas verbunden, die an den Kern herantreten und ihn zwingen, eine dizentrische Anordnung zwischen ihnen anzunehmen. Wird das Auftreten der Pole unterdrückt, so fehlt eine solche Richtkraft, die Faserung des Kerns wird eine unregelmäßige. Das Gleiche finden wir an dem Keimbläschen von Asc. meg. Allein hier fehlen die richtenden Pole normalerweise. Soll es zu einer regulären Teilung kommen, so muß die Kernsubstanz selbst die Fähigkeit besitzen, eine dizentrische Anordnung zu gewinnen, und dies geschieht hier in der That, indem zwei opponierte Lappen des unregelmäßig gestalteten Körpers über die anderen das Übergewicht gewinnen, wodurch eine typische Teilungsfigur erzeugt wird.

In dem Fehlen jeder sichtbaren Beziehung zur Zellsubstanz scheinen sich die Richtungsspindeln der Ascarideneier von allen Metazoënkernen zu unterscheiden, dagegen an die Kerne von Protozoën (Nebenkerne der Infusorien) sich anzuschließen.

Eine ganz isolierte Stellung nehmen sie darin ein, daß sie

sich vor der Teilung verkürzen und ihre Faserung völlig rückbilden.

Mit den Reifeerscheinungen vieler anderer Eier stimmt die Richtungskörperbildung der untersuchten Ascarideneier in dem Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Teilungen überein; engere Beziehungen scheint dieselbe mit der Eireifung anderer Nematoden aufzuweisen. So wissen wir durch die Untersuchungen von Bütschli[1]), daß an den Richtungsspindeln von Cucullanus elegans die Protoplasmastrahlung fehlt, und auch die eigentümliche Rückbildung der Spindel vor der Teilung findet sich bei ihm gezeichnet und im Text erwähnt.

Über eine größere Zahl anderer Nematoden erstreckt sich die neueste Arbeit Carnoy's[2]).

Wir haben bei Besprechung der Eireifung von Asc. meg. und Asc. lumb. gesehen, wie sehr nach diesem Beobachter die Bildung der Richtungskörper von der gewöhnlichen Karyokinese abweichen soll. Die Anschauungen, die wir bei diesen beiden Arten von ihm kennen gelernt haben, vertritt er auch bei den anderen. Er selbst hat diese gemeinsamen Punkte auf p. 55 und 56 seines Werkes zusammengestellt; ich will diejenigen, welche eine Differenz von der typischen Karyokinese bedingen, hier anführen:

1) (3) Überall fehlt die Wanderung der Elemente zu den Polen der Figur und infolgedessen die Bildung echter Tochterplatten.

2) Überall verschwinden die karyokinetischen Figuren vor der Bildung der Richtungskörper.

3) Wenn auch eine Spaltung der Stäbchen, sei es der Länge, sei es der Quere nach, sich vollzieht, so spielt dieselbe doch bei der Bildung der Richtungskörper selbst keine Rolle; geteilt oder nicht, die Stäbchen wandern, wie sie von Anfang an sind, d. h. sie werden als Ganzes ausgestoßen.

4) Stets finden sich in jedem der beiden Richtungskörper halb so viel Stäbchen, als im Moment seiner Bildung im Ei vorhanden waren. Wir haben soeben gesagt, daß man die Teilung der Elemente, die sich dabei vollziehen kann, nicht berücksichtigen darf; denn sie hat mit der Bildung der Richtungskörper gar nichts zu

1) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. Frankf. 1876.

2) La Cellule, tom. III, fasc. I.

thun; jedes Element ist, wenn eine Teilung eintritt, eben durch seine beiden Hälften repräsentiert.

5) Bei den untersuchten Nematoden werden stets drei Viertel der chromatischen Elemente ausgestoßen, ohne daß von den zurückbleibenden Elementen irgend etwas weggenommen worden wäre.

6) Bei allen Arten und für jeden Richtungskörper entsteht ein neues Fasersystem unabhängig vom alten, wenn auch gewisse Bestandteile der verschwundenen Figur an seiner Bildung Anteil nehmen können (fuseau de séparation).

Die Ausstoßuug der Richtungskörper geschieht also durch eine Art direkter Teilung.

Wenn ich darauf hinweise, was wir bei Ascaris meg. und Asc. lumb. konstatiert haben, für welche ja diese sechs Punkte gleichfalls Geltung haben sollen, ja für welche dieselben zum Teil zuerst und am ausführlichsten begründet worden sind, so ergiebt sich, daß für diese beiden Arten in allen Stücken genau das Gegenteil der Fall ist von dem, was Carnoy gefunden hat.

1) In beiden Fällen findet sich eine Wanderung der Tochterelemente zu den Polen der Figur; es entstehen echte Tochterplatten.

2) Die Spindel wird zwar vor der Teilung verkleinert, aber sie verschwindet nicht.

3) Die vorhandenen chromatischen Elemente werden bei der Bildung eines jeden Richtungskörpers halbiert; die Hälfte eines jeden bleibt im Ei, die andere Hälfte geht in den Richtungskörper.

4) Stets finden sich in jedem der beiden Richtungskörper gerade so viel Elemente, als im Moment seiner Bildung im Ei vorhanden waren. Denn die Bildung der Richtungskörper ist stets an eine Halbierung der Elemente geknüpft, jede Hälfte ist von nun an als ein ganzes Element (Tochterelement) zu zählen.

5) Von den chromatischen Elementen des Keimbläschens werden nicht drei Viertel ausgestoßen, sondern von einem jeden der Elemente wird die Hälfte im ersten, von der zurückbleibenden abermals die Hälfte im zweiten Richtungskörper entfernt. Der Eikern enthält also noch ebenso viele Elemente wie das Keimbläschen, nur ist jedes auf ein Viertel seines ursprünglichen Volumens reduziert.

6) Die zwischen den Tochterplatten auftretende Faserung ist

nichts von der alten Figur Unabhängiges; sie ist das nämliche, was wir von jeder Karyokinese unter dem Namen der „Verbindungsfasern" kennen.

Die Bildung der Richtungskörper ist also eine typische karyokinetische Zellteilung.

Die Richtigkeit dieser Behauptungen und den Irrtum Carnoy's glaube ich für die beiden von mir untersuchten Arten zur Genüge nachgewiesen zu haben. Der Schluß, daß Carnoy auch in den anderen Fällen einer Täuschung anheimgefallen sei, dürfte demnach kaum zu kühn sein. Da wir seinen Hauptirrtum, durch den die anderen bedingt sind, in der Annahme einer völligen Rückbildung der Spindel vor der Teilung gefunden haben, so besitzen wir einen Anhaltspunkt, in welcher Weise bei einer Umdeutung seiner Bilder vorzugehen ist.

Seine Figuren in allen Fällen zu einer regulären karyokinetischen Teilung aneinander zu reihen, bin ich nicht imstande; allein dies wäre auch bei Asc. meg. und Asc. lumb. ohne eigene Untersuchungen nicht möglich gewesen. Es fehlen eben der Zeichnung eines Präparats meistens die Kennzeichen, nach denen dasselbe als gut konserviert und normal zu betrachten ist oder nicht, mögen diese Kennzeichen auch am Präparat selbst aufs deutlichste ausgeprägt sein. Im allgemeinen aber läßt sich doch ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Unrichtigkeit der Carnoy'schen Angaben führen.

Von den sieben behandelten Arten schließen sich die fünf, welche ich nicht kenne, mehr oder weniger an Ascaris megalocephala an. So aufs innigste Filaroides mustelarum, dessen Spindeln mit den zwei vierteiligen chromatischen Elementen (Fig. 176 und 178, Taf. VI) von denen der Ascaris megalocephala nicht zu unterscheiden sind. Hier kann an einer Übereinstimmung des Vorgangs kein Zweifel sein. Das Gleiche gilt für die nicht bestimmte Ascaris des Hundes. Auch hier handelt es sich um zwei vierteilige Elemente, die in Carnoy's Figur 132 durch schlechte Konservierung oder Quetschung in ihre Unterabteilungen zerfallen sind. Diese zeigen ganz ähnlich, wie ich es für Ascaris megalocephala beschrieben habe, abwechselnd stärker und schwächer färbbare Zonen.

Stadien, die für die Art der Teilung beweisend wären, giebt Carnoy von dieser Art nicht.

Ohne Schwierigkeit lassen sich ferner die Bilder von Ophiostomum mucronatum, welches Objekt CARNOY die besten Präparate geliefert zu haben scheint, auf die Verhältnisse von Ascaris megalocephala zurückführen. Die erste Spindel enthält in der Äquatorialebene, auf einer Kreisperipherie verteilt, sechs Elemente, Stäbchen, welche, der Spindelachse parallel gerichtet, mit der größten Deutlichkeit eine Querteilung angedeutet zeigen, zugleich aber auch eine Längsteilung, indem in jeder Hälfte eine zweite Spaltung vorbereitet ist (Fig. 186). Jedes Element weist also eine Vierteilung auf, gerade wie bei Ascaris megalocephala, nur mit dem Unterschied, daß bei der letzteren Art das Element durch beide Teilungsebenen in äußerlich gleichartige Stücke zerlegt wird, während bei Ophiostomum, je nachdem man durch die eine oder durch die andere Ebene die Halbierung vornähme, verschieden geformte Stücke entständen. In der ersten Richtungsspindel nun wird die vorbereitete quere Teilung vollzogen, jede Hälfte wandert zu einem anderen Pol der verkürzten Spindel. Fig. 187 zeigt eine solche zur optischen Achse des Mikroskops schräg gestellte Figur mit zwei Tochterplatten, die wegen der Verkürzung nicht kreisförmig, sondern mehr oval erscheinen. Im Ei bleiben, nachdem die äußere Tochterplatte im ersten Richtungskörper abgetrennt ist (Fig. 188), sechs Elemente zurück, in denen die schon früher vorhandene Längsspaltung immer deutlicher hervortritt (Fig. 188, 189). Nun vollzieht sich derselbe Prozeß, den wir bei Ascaris meg. (Typus VAN BENEDEN) kennen gelernt haben. Die beiden Hälften eines jeden Stäbchens weichen an dem einen Ende auseinander, während sie mit dem andern in Zusammenhang bleiben (Fig. 190), die beiden Schenkel strecken sich zu einer Geraden und treten so in die zweite Richtungsspindel ein (Fig. 191); hier verkürzt und verdickt sich jede Hälfte mehr und mehr (Fig. 192, 194), bis sie zu einem Korn geworden ist, das nun mit seinem Schwesterkorn den Eindruck eines in Querteilung begriffenen Stäbchens hervorruft (Fig. 195). CARNOY selbst hat an eine solche Interpretation seiner Figuren gedacht, verwirft dieselbe aber auf Grund der Figg. 188, 189 und 190, weil nach seiner Anschauung in den beiden ersten die zwei Hälften sich völlig voneinander getrennt haben, der Kern der letzteren aber ganz und gar einem ruhenden Kern gleiche. Ich kann diese Einwürfe nicht als schlagend anerkennen. In den Fig. 188 und 189 ist die Längsspaltung nicht vollzogen, wie sich daraus ergiebt, daß je zwei Hälften einander parallel liegen; sie stehen eben noch durch ein achro-

matisches Mittelstück miteinander in Verbindung. Was aber die Fig. 190 betrifft, so meine ich, daß der von mir angenommene Prozeß in gewissen Stadien sehr wohl ein solches Bild hervorrufen kann, wie dieser Kern es repräsentiert, und das in der That mit dem Gerüst des ruhenden Kerns eine gewisse Ähnlichkeit aufweist.

Die Bildung des zweiten Richtungskörpers erfolgt nun gleichfalls ganz regulär, von jedem Element wird jede Hälfte zu einem anderen Pol geführt (Fig. 198' u. 198). Die Figuren 195 und 197 zeigen entsprechende Stadien annähernd vom Pol. Merkwürdig ist, daß an diesen Tochterelementen sofort, ja selbst wenn sie noch mit ihren Partnern in Zusammenhang stehen, abermals eine Längsspaltung auftritt (Fig. 195, 196 etc.). Man könnte vermuten, daß damit die Längsspaltung vorbereitet wird, die in der ersten Furchungsspindel zum Vollzug kommt, in der sich nach Carnoy 12 Elemente finden. Allein vorher soll eine völlige Trennung der Schwesterfäden und eine Kernrekonstruktion eintreten. Die Spaltung gehört also zu jenen Fällen, für die ich es wahrscheinlich zu machen gesucht habe, daß eine frühere Kern- und Zellteilung bis auf die Teilung der chromatischen Elemente rückgebildet worden ist.

Es blieben uns jetzt nur noch Spiroptera strumosa und Coronilla (sp.?) übrig, von denen die Figuren nicht direkt umgedeutet werden können. Allein ihre Mannigfaltigkeit spricht sehr dafür, daß es sich um schlecht konservierte Präparate handelt. Einzelne Bilder von beiden Arten zeigen überdies eine entschiedene Ähnlichkeit mit denen von Ascaris megalocephala, was auch Carnoy hervorhebt, und so wird man wohl annehmen dürfen, daß der Prozeß in derselben Weise wie bei diesem Wurm verläuft.

Nachschrift.

Nachdem die vorstehende Arbeit fertig niedergeschrieben und der philosophischen Fakultät der Universität München als Habilitationsschrift eingereicht worden war, erschienen zwei Arbeiten, die sich auf den hier behandelten Gegenstand beziehen, die eine von O. ZACHARIAS[1]) über Reifung und Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, die zweite von CARNOY[2]), welche unter anderem eine neue Darstellung der Richtungskörperbildung von Ascaris lumbricoides enthält.

ZACHARIAS spricht, wie ich, den Verdacht aus, daß die bisher zur Härtung der Ascariden-Eier angewandten Reagentien pathologische Erscheinungen verursachen, und behandelt, um diese Fehlerquelle zu vermeiden, die Eier mit einer Säuremischung, durch welche dieselben in 25 bis 30 Minuten fixiert werden. Die Zusammensetzung dieser Konservierungsflüssigkeit ist vor der Hand Geheimnis, worüber wir uns jedoch trösten können, indem dieselbe so wenig, wie die bis jetzt benutzten, imstande ist, krankhafte Veränderungen der Eier auszuschließen.

ZACHARIAS hat, vielleicht mit einer einzigen Ausnahme, Eier nach dem Typus CARNOY, also mit zwei chromatischen Elementen, vor sich gehabt. Alle seine Zeichnungen lassen die Elemente von den Enden erkennen, ihre vier Unterabteilungen somit als zu einem Quadrat aneinandergelegte, kugelige Körner. Doch läßt sich aus dem Text entnehmen, daß an den Präparaten von ZACHARIAS zum Teil die eigentümliche perlschnurartige Gliederung, die aus meinen Zeichnungen zu ersehen ist, gleichfalls vorhanden war.

1) ZACHARIAS, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. Archiv f. mikr. An., Bd. 30.

2) CARNOY, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, tom. III, fasc. 2.

Auf Seite 127 heißt es: „Die betreffenden Chromatingruppen bestehen dann nicht mehr, wie früher, aus je vier einzelnen Kugeln, sondern aus je vier Kugelreihen, deren einzelne Elemente zum Teil miteinander verschmolzen sind. In guten Präparaten machen die so entstandenen Stäbchen daher den Eindruck, als seien sie eingekerbt.“ Die Verbindung der vier Stäbchen miteinander durch chromatische Fädchen ist dagegen weder erwähnt, noch gezeichnet.

Die Bildung des ersten Richtungskörpers hat ZACHARIAS richtig erkannt. Die an die Oberfläche gerückte Spindel steht mit ihrer Achse in einem Eiradius, die beiden Elemente sind so in derselben angeordnet, daß von jedem zwei Stäbchen nach außen, zwei nach innen von der Aquatorialebene zu liegen kommen. Die ersteren rücken gegen den äußeren Pol und werden im ersten Richtungskörper abgetrennt, die letzteren bleiben im Ei. Damit ist die eine von VAN BENEDEN und CARNOY bestrittene Erscheinung, welche vorhanden sein muß, wenn der Vorgang als Karyokinese gelten soll — die Wanderung der Tochterelemente zu den Polen der Spindel — bewiesen. Den zweiten Nachweis dagegen, welcher erforderlich ist, um die vollkommene Übereinstimmung mit der typischen Karyokinese zu begründen, den Nachweis der völligen Homologie der beiden vierteiligen Chromatingruppen des Keimbläschens mit den chromatischen Elementen aller bekannten Mitosen hat ZACHARIAS nicht erbracht.

Die achromatische Figur zeichnet er nur im Anfangsstadium als ein Ganzes (Fig. 2 *f*, Taf. VIII), später besitzt jedes chromatische Element seine eigene Hälfte, wie in den Figuren CARNOY's. Ich habe oben die gespaltenen Spindeln als pathologisch bezeichnet, da ich sie an Eiern, die durch Hitze abgetötet waren, nie beobachtet habe; ich halte diese Ansicht auch jetzt noch aufrecht. Eine leichte Zweiteilung der Figur, dadurch bedingt, daß mehr und stärkere Fasern zu den chromatischen Elementen ziehen, kommt normalerweise vor, die wirkliche Spaltung, überdies mit divergierenden Hälften, wie ZACHARIAS dies in Fig. 2 (Taf. IX) abbildet, ist krankhaft. Seine Konservierungsmethode ist eben keineswegs imstande, die Eier so rasch abzutöten, daß sich nicht vorher pathologische Prozesse in denselben abspielen können.

Dies zeigt sich mit voller Evidenz bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers, welche durch die von ZACHARIAS gegebenen Abbildungen nicht aufgeklärt wird. Ein Anfangsstadium, etwa meinen Figuren 33 und 34 (Taf. XXVI) entsprechend, ist in Fig. 7 (Taf. IX) dargestellt, Fig. 8 zeigt ein pathologisches Bild mit

divergierenden Spindelhälften, und daran wird ein vollkommen krankhaftes angereiht (Fig. 9), ähnlich manchen Figuren VAN BENEDEN's, deren Entstehung man sich nicht erklären kann. Die nächste Figur (10), welche der Ausstoßung unmittelbar vorhergehen soll, repräsentiert, nach der Lage der chromatischen Elemente zu schließen, ein Stadium, in welchem die Bildung der zweiten Richtungsspindel eben erst beginnt, und wäre sonach zwischen die Figuren 5 und 7 einzureihen. Fig. 11 zeigt die beiden Elemente nach vollzogener Drehung, von der Spindel ist nichts zu erkennen. Bilder vom Auseinanderweichen der Tochterelemente und von der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bekommen wir nicht zu sehen. Die Zusammengehörigkeit von je zwei Stäbchen zu einem Element hat ZACHARIAS nicht erkannt. Für ihn existieren vier selbständige Elemente (pag. 152), zwei derselben werden ausgestoßen, zwei bleiben im Ei. Somit sind die zwei charakteristischen Phänomene der typischen indirekten Teilung: Spaltung der chromatischen Elemente in die Tochterelemente und Wanderung dieser zu den Polen, von ZACHARIAS für die zweite Spindel nicht nachgewiesen worden.

In Fig. 12 (Taf. IX) bildet ZACHARIAS ein Präparat ab, in welchem, seiner Ansicht nach, der erste Richtungskörper dem Ei noch aufsitzt zu einer Zeit, wo bereits die innere Perivitellinschicht vollkommen ausgeschieden ist. Ich glaube, daß dieses Ei dem von mir beschriebenen abnormen Entwickelungsgang angehört, bei dem nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird, daß demnach die Fig. 12 von ZACHARIAS ein etwas früheres Stadium darstellt als meine Fig. 52 (Taf. XXVI).

ZACHARIAS bringt in seiner Arbeit zwei neue Termini in Vorschlag. Auf den einen derselben, die Bezeichnung „Mitoblast", werde ich in einer späteren Arbeit zu sprechen kommen, dagegen möchte ich den Begriff des „germinativen Dualismus" schon hier etwas näher beleuchten. ZACHARIAS bezeichnet denselben als „eine der auffälligsten Erscheinungen auf dem Gebiete biologischer Erfahrung." „Die frühe Spaltung (pag. 128) einer kleinen linsenförmigen Anhäufung von Chromatinsubstanz in zwei getrennte Hälften giebt Anlaß zur Bildung zweier separater Richtungsspindeln, deren jede die gleiche Anzahl von Chromatinstäbchen enthält. Es erfolgt weiterhin die Ausstoßung des ersten und zweiten Richtungskörpers und selbst in diesen Auswürflingen macht sich der Dualismus noch geltend, insofern sich dieselben häufig in der Mitte einschnüren und in zwei Teile zu zerfallen

streben. Diesen Vorspielen entsprechend findet nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers auch eine Doppelbefruchtung statt, indem sich je eine von den im Ei zurückbleibenden Chromatinportionen (weiblicher Provenienz) sofort mit dem Chromatin des Samenkörperchens verbindet, welches sich inzwischen ebenfalls halbiert hat . . . . Hierauf bilden sich naturgemäß zwei Furchungskerne, die aber funktionell nur die Bedeutung eines einzigen haben .... Diese beiden Furchungskerne hat man in vollständiger Verkennung ihrer wahren Natur bisher für Pronuclei gehalten."

Der „germinative Dualismus" käme demnach sowohl in den Erscheinungen der Reifung, als auch in denen der Befruchtung zum Ausdruck. Wir müssen beiderlei Phänomene gesondert betrachten, da die „Zweiheit" bei den ersteren eine andere Erklärung fordert als die der letzteren. Der „Dualismus" in der Richtungskörperbildung hat lediglich darin seinen Grund, daß das Keimbläschen von Ascaris meg. (Typ. Carnoy) und damit auch die erste und zweite Richtungsspindel zwei chromatische Elemente enthält, wie wir in den Eiern des Typus van Beneden ein einziges, in denen von Ascaris lumb. 24, in anderen Eiern wieder andere Zahlen finden. Die Zweizahl ist also eine ganz zufällige, unwesentliche Eigentümlichkeit der von Zacharias untersuchten Eier; wollten wir in derselben eine tiefere Bedeutung, einen „Dualismus" erkennen, so müßten wir konsequenterweise in anderen Fällen von einem germinativen Monismus, einer germinativen Vierundzwanzigheit u. s. w. sprechen. Die zwei separaten Richtungsspindeln, in denen der Dualismus weiterhin sich ausprägen soll, sind, wie ich in meiner Arbeit hinlänglich bewiesen zu haben glaube, durch krankhafte Spaltung einer normalen einheitlichen Figur bedingt.

Ist demnach der „germinative Dualismus", soweit er die Reifeerscheinungen betrifft, nichts anderes als eine zum Gesetz erhobene zufällige Eigenschaft gewisser Eier, so scheint er mir hinsichtlich der Befruchtung überhaupt jeder thatsächlichen Grundlage zu entbehren. In einem Vortrag, den ich am 3. Mai in der Gesellschaft für Morph. u. Phys. dahier gehalten habe, konnte ich die Entdeckung van Beneden's, daß im Ei von Ascaris megalocephala Ei- und Spermakern meist erst zu einer Zeit, wo sie nur noch durch je zwei Chromatinschleifen repräsentiert werden, zur Vereinigung gelangen, auch an Eiern, die durch Hitze abgetötet waren, vollkommen bestätigen. Nach dem Erscheinen der Ab-

handlung von Zacharias habe ich meine Präparate einer erneuten sorgfältigen Prüfung unterzogen, ohne daß ich das Geringste hätte entdecken können, was sich im Sinne seiner Doppelbefruchtung deuten ließe. In meinen Eiern, wie in denen van Beneden's, sind die beiden fraglichen Kerne im Beginn ihrer Ausbildung stets so beträchtlich voneinander entfernt, daß von jener Umgruppierung, die Zacharias verlangt, keine Rede sein kann; die beiden Kerne sind ohne Zweifel, wie überall, als Ei- und Spermakern zu betrachten. Zacharias erkennt zwar an, daß neben seiner Doppelbefruchtung auch der gewöhnliche Modus vorkommt, wonach sich zwei typische Vorkerne bilden; allein er behauptet, daß in diesen Fällen stets eine Verschmelzung derselben im Ruhezustand eintreten müsse.

Diese Behauptung wird durch meine Befunde im höchsten Grade unwahrscheinlich. Wenn ich an allen Eiern eines Wurmes, welche eine Entscheidung zulassen, die Entstehung von Vorkernen konstatieren konnte, und wenn alle Eier späterer Stadien eine selbständige Weiterentwicklung ihrer beiden Kerne erkennen ließen, so ist es doch nahezu sicher, daß wir es auch in diesen letzteren Eiern mit Vorkernen zu thun haben. Ist aber dieses Argument nicht vollgültig, da man eben Ei- und Spermakern von den angeblichen halben Furchungskernen Zacharias' nicht unterscheiden kann, so läßt sich ein ganz sicherer Nachweis an jenen Eiern führen, welche nur einen Richtungskörper gebildet haben, und in denen der Eikern aus vier Elementen entsteht (Fig. 52, Taf. II), während der Spermakern, wie immer, deren nur zwei enthält. Hier läßt sich demnach auch noch auf späteren Stadien erkennen, daß nicht zwei halbe Furchungskerne, sondern zwei Vorkerne vorhanden sind. Und auch diese bilden sich, wie ich demnächst ausführlicher zeigen werde, zunächst selbständig weiter, indem aus dem einen vier, aus dem anderen zwei Schleifen hervorgehen.

Nun scheinen mir aber die Verhältnisse durchaus nicht so zu liegen, daß der Befruchtungsprozeß, wie ihn van Beneden uns kennen gelehrt hat, gegen die Darstellung von Zacharias verteidigt werden muß, sondern umgekehrt, daß dieser Forscher erst seine Angaben zu beweisen hat, wenn sie acceptiert werden sollen. Wer die Arbeit von Zacharias kennt, der wird wohl mit mir der Ansicht sein, daß der von ihm behauptete Befruchtungsprozeß zwar nicht unmöglich ist, also ausnahmsweise vorkommen kann, daß aber bis jetzt nicht der leiseste Schatten eines Beweises für den-

selben vorliegt. In Fig. 13 (Taf. IX) sehen wir einen einheitlichen ersten Furchungskern in Bildung begriffen; es ist durchaus kein Grund zu der Annahme vorhanden, daß sich dieser in zwei Halbkerne spalten soll, die ja schließlich doch wieder zur Vereinigung gelangen müßten. Vielmehr schließt sich an dieses Stadium wohl am einfachsten das in Fig. 17 abgebildete an. Die Fig. 14, welche die beiden halben Furchungskerne demonstrieren soll, zeigt nichts weiter als zwei Kerne, über deren Entstehung sich nichts aussagen läßt; es liegt kein Hindernis vor, dieselben als Ei- und Spermakern anzusprechen. Auf diese beiden Bilder aber ist die Lehre vom Dualismus der Befruchtung gegründet.

In Carnoy's neuestem Werke finden wir die Angaben, die er früher über die Richtungskörperbildung von Ascaris lumbricoides gemacht hat und die ich oben kritisiert habe, zwar nicht ausdrücklich, aber doch durch die Beschreibung, die er jetzt giebt, fast Punkt für Punkt zurückgenommen. Wie für die anderen Nematoden, so sollten ja auch für Ascaris lumb. die auf Seite 55 ff.[1]) zusammengestellten gemeinsamen Punkte Geltung haben, von denen ich diejenigen, welche einen Unterschied von der typischen Karyokinese bedingen würden, oben angeführt habe. In der jetzt vorliegenden Beschreibung hat Carnoy sowohl seine frühere irrtümliche Zahlenangabe (ungefähr ein Dutzend) korrigiert, als auch die Halbierung der Elemente bei jeder Teilung zur Bildung der Tochterelemente anerkannt. „Von jedem Element (pag. 242) werden drei Viertel entfernt, ein Viertel geht in den Eikern über." Diese Resultate, welche in gleicher Weise für Ascaris clavata konstatiert wurden, involvieren eine reguläre Karyokinese.

Die Differenzen, die zwischen diesen neuen Angaben Carnoy's und meinen Befunden noch bestehen, bespreche ich am einfachsten im Anschluß an eine Anmerkung (pag. 261) in welcher Carnoy meine vorläufige Mitteilung diskutiert. Meine Angabe, daß 24 oder 25 Stäbchen vorhanden seien, begleitet er mit der Bemerkung: nous ne connaissons pas de figures avec un nombre impair d'éléments." Solche Figuren habe ich jetzt in den Eiern des van Beneden'schen Typus, welche nur ein einziges Element enthalten, nachgewiesen. Auch habe ich über die zweite Richtungsfigur nicht geschwiegen, wenn ich sage, daß sie sich wie die ausführlich beschriebene erste verhält.

1) La Cellule, tom. III, fasc. 1.

In 2) heißt es: „A l'équateur, B. n'a mentionné que la division transversale; il ne parle pas de l'espace hyalin qui traverse les bâtonnets et qui, d'après nous, es l'indice d'une seconde division longitudinale incomplète". In der That, von dieser angedeuteten Teilung der Tochterelemente habe ich bei Ascaris lumbricoides nichts wahrgenommen, sei es, daß sie an meinen Eiern fehlt, sei es, daß meine Konservierung sie zum Verschwinden brachte oder die Kleinheit der Elemente dieses Detail nicht erkennen ließ. Auch an den Präparaten Carnoy's ist dasselbe ja nicht immer, und bald mehr, bald weniger deutlich ausgeprägt. Die Bedeutung dieser angedeuteten Teilung kann nach dem, was wir von Ascaris meg. kennen gelernt haben, nicht zweifelhaft sein; wir haben darin die Vorbereitung jener Spaltung zu erblicken, welche in der zweiten Spindel wirklich zur Ausführung kommen soll. Diese Teilung kann zu sehr verschiedenen Zeiten eingeleitet werden; an meinen Eiern von Ascaris lumb. sehe ich sie erst in der Äquatorialplatte der zweiten Spindel beginnen (Fig. 22 u. 23, Taf. XXVIII), bei Carnoy ist sie häufig schon in der Äquatorialplatte der ersten Spindel angedeutet, bei Ascaris meg. endlich sehen wir sie schon vorbereitet, lange ehe die erste Spindel zur Ausbildung gelangt. Eine solche Interpretation seiner Figuren von Asc. lumb. hält auch Carnoy für möglich (pag. 273).

3) „D'après B. le retour vers les pôles serait d'une régularité mathématique, sans doute comme dans nos figures 29, 30 et 50. Pour nous, ce n'est là qu'un cas particulier, et qui nous a paru assez rare, de l'ascension polaire. Deux autres cas peuvent en effet se présenter: a) l'ascension est souvent irrégulière et désordonnée, fig. 42 L; b) elle peut faire défaut, fig. 13 L^2, parce que la figure revient sur elle-même, et finit par enserrer la couronne équatoriale demeurée immobile".

Dem gegenüber muß ich betonen, daß die Art, wie ich die Bildung und Trennung der Tochterplatten beschrieben habe, nicht ein Spezialfall ist, sondern der einzige. Er ist in der That selten, nicht aber, weil daneben noch andere Modi existieren, sondern weil die in Rede stehenden Stadien infolge der Raschheit, mit der sie vorübergehen, im Vergleich zu allen anderen sehr selten angetroffen werden. Dies gilt ja nicht nur für die Richtungsspindeln von Ascaris lumb., sondern auch für viele andere Zellteilungen, vielleicht für alle. Ich verweise nur auf die Angaben, welche Flemming auf Seite 231 seines Zellenbuches über die Metakinese (denn

diese entspricht ja dem Auseinanderweichen unserer Tochterplatten) macht.

Carnoy's unregelmäßige Wanderung der Tochterelemente zu den Polen beruht auf einer irrigen Interpretation von Figuren, welche dem Stadium der Äquatorialplatte vorausgehen. Seine Fig. 3, 4, 42 *L.*, 43 *L.* etc. sind in dieser Weise zu deuten; die Elemente sind erst im Begriff, sich zur Äquatorialplatte zu ordnen. Man hat bisher noch viel zu wenig Gewicht auf eine sehr auffallende Erscheinung gelegt, obgleich dieselbe sich ganz allgemein beobachten läßt. Besitzen nämlich die Tochterelemente die Form von Körnern oder kurzen Stäbchen, so liegen diejenigen, welche dem gleichen Pol sich nähern, entweder in einer Ebene, oder in einer, sei es konvex, sei es konkav zum Pol gekrümmten Fläche; besitzen sie die Form von Fäden, so sind wenigstens die Fadenwinkel in einer solchen regelmäßigen Fläche angeordnet. Ich könnte für dieses Verhalten, das mit der Teilungsmechanik im engsten Zusammenhang steht, Bilder aus allen Werken, die sich mit Zellteilung beschäftigen, anführen. Dasselbe ist so charakteristisch, daß es geradezu als Kriterium dienen kann, um die Frage, ob eine Figur dem Stadium der Äquatorialplatte vorausgeht oder nachfolgt, zu entscheiden. Carnoy hat diesen Punkt in seinen Arbeiten ganz unberücksichtigt gelassen und ist so auch in seinem Arthropodenwerk zu falschen Schlüssen geführt worden, wie ich in einer folgenden Mitteilung ausführlicher erörtern werde.

Man könnte einwenden, die Frage sei im vorliegenden Fall, wo es sich um konstante Zahlenverhältnisse handelt und eine genaue Zahlenbestimmung möglich ist, sehr einfach zu entscheiden. Bei Ascaris lumbricoides und clavata finden sich 24 Stäbchen; jedes Stadium, welches statt dieser Zahl 48 enthält, müßte demnach dem der Äquatorialplatte nachfolgen und sich auf das Auseinanderweichen der Tochterelemente beziehen. Allein die Frage ist eben, ob die Zahl 24 wirklich konstant ist, und das scheint mir für die beiden Ascariden verneint werden zu müssen. Wir haben bei Ascaris megalocephala gesehen, daß es Eier giebt, die ein Element, und andere, die zwei Elemente enthalten, also das Doppelte. Wir haben ferner, gleichsam unter unseren Augen, diese Zahl sich abermals verdoppeln sehen, in jenen Eiern, welche nur einen einzigen Richtungskörper bilden.

Ganz analog finden sich, wie ich den Abbildungen Carnoy's entnehme, bei Ascaris lumb. und clav. Eier mit 24 Elementen (ich habe ausschließlich solche gesehen), aber auch solche mit der

doppelten, ja sogar, wie Fig. 27 lehrt, mit der vierfachen Anzahl. Wir wissen, wie eine solche Verdoppelung zu stande kommen kann; dann nämlich, wenn eine sonst zum Vollzug gelangende Kern- und Zellteilung sich bis auf die Halbierung der chromatischen Elemente rückbildet. Die Fig. 3, 4, 46, 48, 42 *L*, 43 *L* repräsentieren demnach Stadien vor der fertigen Äquatorialplatte von Eiern mit 48 Elementen. Fig. 47 zeigt uns eine Aquatorialplatte mit dieser Zahl von Stäbchen vom Pol, Fig. 52 eine schräg gestellte Spindel mit Tochterplatten, deren jede 48 Elemente enthält. Wir haben damit eine ganz kontinuierliche Serie zusammengehöriger Bilder vor uns. Es bliebe nun noch die Fig. 27 übrig, welche ungefähr 96 Elemente aufweist, und zwar, wie die unregelmäßige Verteilung derselben in der Spindel lehrt, 96 Mutterelemente. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, daß sich diese Figur zu denen mit 48 Elementen ebenso verhält, wie die abnormen Richtungsspindeln mit 4 Elementen, die ich von Ascaris mey. (Typ. Carnoy) beschrieben habe, zu den dort regulären Figuren mit nur zwei Elementen, daß also in diesem Fall bei Ascaris clavata die Bildung des ersten Richtungskörpers nicht zur Ausführung gelangt ist, sondern auch die sonst ausgestoßenen 48 Tochterelemente im Ei verblieben sind und nun mit den 48 übrigen in einer zweiten Spindel als Mutterelemente fungieren.

Endlich kann nach Carnoy das Auseinanderweichen der Tochterplatten ganz unterbleiben. Er verweist dabei auf seine Fig. 13 L^2, obgleich er auf Seite 261 sagt: „Quant aux images analogues à celle de la fig. 13 L^2, nous n' avons pu déterminer leur sort ultérieur avec certitude“. Offenbar schließt sich an dieses Bild ein solches an, wie es in Fig. 51 wiedergegeben ist, ganz entsprechend meinen Figuren 14 und 15, wo zwei parallele Tochterplatten sich voneinander entfernen.

4) „Tous les phénomènes de la dislocation ou de la résolution de la figure cinétique ont échappe à B.. Dáprès nos observations réitérées sur les Ascaris lomb. et clav., ainsi que sur les autres nématodes, la figure cinétique disparait morphologiquement, dans un très-grand nombre de cas, avant la formation du globule luimême.“

Über die von Carnoy behauptete völlige Rückbildung der Spindel vor der Teilung habe ich mich schon bei der Beurteilung seiner Befunde an Ascaris meg. ausgesprochen; ich wiederhole hier, daß nach meinen Untersuchungen die „große Zahl von Fällen“, welche diese Erscheinung beweisen sollen, durch schlechte

Konservierung bedingt sind. Die achromatische Figur verkürzt sich oft sehr beträchtlich und kann ihre Faserung völlig verlieren; aber sie bleibt stets in scharfer Abgrenzung gegen die Zellsubstanz bestehen. Die Verbindungsfasern (fuseau de séparation), die zwischen den sich voneinander entfernenden Tochterplatten auftreten, entsprechen demnach vollkommen den Verbindungsfasern aller übrigen Mitosen. Nach der Frage zu schließen: „Boveri est-il bien sûr qu'il n'a pas pris le fuseau de séparation pour le fuseau originel?“ scheint CARNOY der Meinung zu sein, daß ich die Verbindungsfasern für identisch mit den ursprünglichen Spindelfasern halte. Dies ist durchaus nicht der Fall; im Gegenteil, ich betrachte nicht nur in den Richtungsspindeln der Ascariden-Eier, sondern ganz allgemein die Verbindungsfasern als eine Neubildung, worüber ich demnächst an günstigeren Objekten ausführlicher handeln werde.

Ich glaube, man darf nach dieser neuesten Arbeit CARNOY's noch bestimmter, als ich es schon gethan habe, den Satz aussprechen, daß sich die Richtungskörperbildung der Nematodeneier vollkommen unter das Schema der Karyokinese einreihen läßt.

CARNOY unterscheidet jetzt drei Typen (pag. 239); der erste enthält Ascaris megalocephala, Spiroptera strumosa, Filaroides mustelarum, Coronilla (sp.?) und die Ascaris des Hundes, der zweite Ophiostomum mucronatum und Ascaris clavata, der dritte Ascaris lumbricoides. Wir haben gesehen, daß der durch Ascaris meg. repräsentierte Modus als typische Karyokinese zu betrachten ist; das Gleiche wissen wir von Ascaris lumb. und clav., für die ja CARNOY nunmehr selbst die charakteristischen Phänomene der Karyokinese zugiebt. Indem er Ophiostomum mucronatum, bei welchem Wurm nach seiner früheren Beschreibung ein vom typischen sehr abweichender Verlauf zu konstatieren wäre, jetzt mit Ascaris clavata zusammenstellt, scheint er die Interpretation seiner darauf bezüglichen Figuren, die ich oben gegeben habe, auch seinerseits als die richtige erkannt zu haben, wenn er auch seine früheren irrtümlichen Angaben nicht zurücknimmt.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind bei Anwendung von $\frac{1}{18}$ homog. Immersion, Oc. 2 von Zeiß gezeichnet, mit Ausnahme der Fig. 1—6, Taf. I und 54—56, Taf. II, für welche Oc. 1 benutzt wurde.

Tafel XXV.

Alle Figuren von *Ascaris meg.* (Typ. Carnoy).

Fig. 1—6. Eier in verschiedenen Stadien der Richtungskörperbildung, um die Veränderungen der Zellsubstanz zu zeigen.

Fig. 7. Kopulation der Sexualzellen.

Fig. 8—12. Umbildung des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel. In Fig. 10, 11, 12 zeigt *b* den gleichen Kern wie *a*, um 90° gedreht.

Fig. 13 *a*, *b*. Zwei chromatische Elemente mit divergierenden Hälften.

Fig. 14. Ausgebildete erste Spindel im Profil.

Fig. 15. Desgleichen im optischen Äquatorialschnitt.

Fig. 16. Erste Spindel schief zur Eioberfläche.

Fig. 17—24. Bildung des ersten Richtungskörpers bei radialer Stellung der Spindel,

Fig. 25 und 26. bei schiefer Stellung der Spindel, anschließend an Fig. 16,

Fig. 27. bei querer Stellung der Spindel (?); in *b* sieht man auf das in *a* gezeichnete Ei in der Richtung des hier angegebenen Pfeiles.

Fig. 28—31. Ablösung des ersten Richtungskörpers unter gleichzeitiger Bildung der zweiten Perivitellinschicht.

Tafel XXVI.

Alle Figuren von *Ascaris meg.* (Typ. Carnoy).

Fig. 32 *a*. Der im Ei verbliebene Teil der ersten Richtungsspindel, *b* der zugehörige erste Richtungskörper.

Fig. 33—38. Bildung der zweiten Richtungsspindel und Drehung der chromatischen Elemente.

Fig. 39. Ausgebildete zweite Spindel; die Achsen der beiden Elemente parallel.

Fig. 40. Desgleichen; die Achsen der Elemente senkrecht zu einander.

Fig. 41—45. Bildung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 46. Ei- und Spermakern.
Fig. 47—52. Verschiedene Stadien eines abnormen Entwicklungsganges, bei welchem nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird. Fig. 47. Quergestellte erste Spindel;
Fig. 48 und 49. Die beiden Tochterplatten bleiben im Ei;
Fig. 50 und 51. Die zweite Spindel enthält demnach 4 Elemente;
Fig. 52. Der Eikern besteht aus 4 Stäbchen.
Fig. 53. Von dem einen der 2 Doppelstäbchen des ersten Richtungskörpers ist die eine Hälfte (x) abnormerweise im Ei zurückgeblieben.
Fig. 54. Der zweite Richtungskörper ist im Ei zurückgeblieben und hat einem zweiten Eikern Entstehung gegeben.
Fig. 55. Der zweite Richtungskörper enthält nur ein Element; das andere ist im Ei zurückgeblieben und hat hier einen kleinen Kern neben dem Eikern gebildet.
Fig. 56. Anstatt einen zweiten Richtungskörper zu bilden, hat sich das Ei in zwei gleich große Tochterzellen (reife Eier) geteilt, von denen die untere das Spermatozoon enthält. Die Kernvakuolen von Ei- und Spermakern sind in pathologischer Weise neben den chrom. Elementen entstanden.

Tafel XXVII.

Fig. 1—18 von Ascaris meg. (Typ. van Beneden).
Fig. 19 „ „ „ (Typ. Carnoy).

Fig. 1 *a*, *b*, *c*. Keimbläschen befruchteter Eier.
Fig. 2, 3, 4, 5. Erste Richtungsspindeln im Profil.
Fig. 6 *a*. Erste Spindel im Profil, *b*. dieselbe um 90° gedreht, *c*. vom Pol.
Fig. 7 *a*, *b*, *c*. Wie Fig. 6. Beginn der Spaltung des chromatischen Elements in zwei Tochterelemente.
Fig. 8 *a*. Die Tochterelemente auf dem Wege nach den Polen; *b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 9 *a*. Die Tochterelemente an den Polen; *b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 10. Ei unmittelbar nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers (*Rk*).
Fig. 11. Zweite Richtungsspindel; das chrom. Element im Beginn der Drehung.
Fig. 12 *a*. Zweite Spindel nach vollendeter Drehung des chrom. Elements; *b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 13 und 14. Zweite Spindeln, in denen die beiden Hälften des chrom. Elements sich der Länge nach voneinander losgelöst haben und nur an dem einen Ende noch in Zusammenhang stehen.
Fig. 15 *a*. Die beiden Tochterelemente auseinanderweichend, anschließend an Fig. 12 *a*.—*b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 16. Abtrennung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 17. Ei- und Spermakern.

Fig. 18. Pathologische Längsspaltung der ersten Spindel.
Fig. 19. (Typ. CARNOY) Pathologisch veränderte Spindel, *a.* im Profil, *b.* vom Pol.

Tafel XXVIII.

Alle Figuren von Ascaris lumb.

Fig. 1. Keimbläschen eines noch an der Rachis sitzenden Eies; die chrom. Elemente in Bildung begriffen.
Fig. 2. Keimbläschen eines eben befruchteten Eies; die chrom. Elemente deutlich quergeteilt.
Fig. 3—11. Umbildung des Keimbläschens zur Spindel.
Fig. 12. Äquatorialplatte der ersten Spindel vom Pol mit 24 Elementen.
Fig. 13—18. Bildung des ersten Richtungskörpers bei radialer Stellung der Spindel.
Fig. 19 und 20. Bei schiefer Stellung der Spindel.
Fig. 21. Ausbildung der zweiten Spindel.
Fig. 22 *a.* Zweite Richtungsspindel im Profil; *b.* Äquatorialplatte derselben vom Pol mit 24 Elementen.
Fig. 23. Querteilung der chrom. Elemente in der zweiten Spindel.
Fig. 24—26. Bildung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 27 *x.* Die innere Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel, vom Pol gesehen, mit 24 Elementen.

Die Urkeimzellen (Ureier) im Tierreich und ihre Bedeutung.

Von

Otto Hamann.

Einleitung.

Nachdem ich bei der Untersuchung der Echinodermen gefunden hatte, daß es ein Entwickelungsstadium der Genitalanlage giebt, welches keinen Schluß auf das spätere Geschlecht des Individuums zuläßt, lag es mir nahe, nach ähnlichen Verhältnissen bei den Wirbellosen mich umzusehen.

Bei den Echinodermen traf ich vor der Anlage jeglicher Geschlechtsorgane eigentümlich gebaute Zellen an, welche einen großen, blasigen, hellen kugligen Kern in dem amöboid beweglichen Zellleib besitzen. Die Genitalanlage selbst ist nichts anderes als eine Anhäufung von solchen Zellen, die sich im weiteren Verlauf der Entwicklung zu Samen- oder Eizellen differenzieren. Somit lassen sich die Keimzellen von einem indifferenten Zellen-Stadium ableiten und dieses können wir als das der Urkeimzellen benennen.

Geht man die Litteratur durch, so ergiebt sich bald, daß es nur eine geringe Zahl von Fällen giebt, in welchen bei den niederen Tieren indifferente Stadien der Genitalorgane beschrieben werden und in welchen die Zellen, welche diese Anlage bilden, in ihrer Bedeutung erkannt sind.

Eine indifferente Genitalanlage, das heißt Zellen, welche von den übrigen Gewebszellen streng geschieden sind, aber weder Ei- noch Samenzellen gleichen, fand Spengel bei den Gephyreen,

Weismann bei Hydromedusen und Metschnikoff bei einer Qualle. Ersterer spricht von Ureiern, während wir bei letzteren den Namen Urkeimzellen für dieses indifferente Stadium der Geschlechtszellen gebraucht finden.

In vielen anderen Abhandlungen sind die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane geschildert worden, während die Genese der Keimzellen unbekannt blieb (Mollusken u. a.). In anderen Fällen lag überhaupt keine Angabe über die erste Entstehung der Genitalorgane vor. Nichtsdestoweniger kann man oft auch hier noch aus dem Bau des reifen Organes das Vorhandensein von Urkeimzellen konstatieren (Brachiopoden).

Die verschiedenen Litteraturangaben — soweit sie aus den letzten zehn Jahren herrühren — habe ich im folgenden zusammengestellt. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß ich nicht eine vollständige Sammlung aller etwa hierher gehörenden Angaben geben wollte, sondern mich beschränkt habe, nur auf ganz prägnante Fälle hinzuweisen.

Wenn ich oben von einer indifferenten Genitalanlage sprach, so ist dem noch folgendes hinzuzufügen. Es giebt Formen, bei denen von einer solchen noch nicht gesprochen werden kann, wie beispielsweise die Spongien und viele Hydromedusen. Bei den Schwämmen differenzieren sich einzelne Mesodermzellen zu Urkeimzellen, ohne daß ein bestimmter Ort hierfür vorhanden wäre. Die Urkeimzellen können an den verschiedensten Stellen ihren Ursprung nehmen.

Unter den Echinodermen haben wir ein Beispiel in Synapta, wie in einem Geschlechtsschlauche aus den Urkeimzellen bald Eizellen, bald Samenzellen hervorgehen. Bei den übrigen Formen dieser Klasse sind die Geschlechter getrennt.

Das gleiche Vorkommen von Zwitterdrüsen finden wir dann bei den Mollusken wieder.

In allen übrigen Fällen aber sehen wir eine Urkeimzellen-Anlage in der Ein- oder Mehrzahl vor uns, aus welcher gewöhnlich der Hoden oder die Ovarien ihren Ursprung nehmen. Diese Organe sind somit die Reifungsstätten der Keimzellen. Zwischen Hoden und Ovarium besteht eine komplete Homologie.

So merkwürdig nun an und für sich die Thatsache ist, daß überall im Tierreich ontogenetisch eine indifferente Genitalanlage oder doch wenigstens indifferente Urkeimzellen vorkommen, so wird dieselbe noch interessanter, wenn man in Erwägung zieht, daß diese Zellen in den verschiedenen Gruppen eine große Übereinstimmung zeigen. Die Urkeimzellen sind meist von kugliger Gestalt, bewegen

sich wie Amöben und zeigen einen Kern, der durch seine Größe sofort in die Augen springt. Sein Durchmesser ist meist halb so groß wie der der Zelle. Dabei ist der Kern kuglig, hell, blasig und zeigt ein Fadenwerk sehr deutlich oder aber kleine Nucleolen treten in ihm auf. Hier wird man aber auf die Verschiedenheit in der Konservierung Rücksicht zu nehmen haben. Da wo der Kern frisch untersucht wird, zeigt er stets ein deutliches Netzwerk, welches sich mit Karmin tief färbt. Was die endliche Differenzierung der Urkeimzellen anlangt, so erfolgt diese entweder nach einer Wanderung an einer bestimmten räumlich getrennten Reifungsstätte, oder aber Reifungsstätte und Urkeimanlage fallen zusammen. In allen Fällen erfolgt durch Wachstum die Weiterentwicklung zur Eizelle durch Teilung, die Bildung der Samenmutter- und Spermazellen, wie es für die Wirbeltiere schon lange beschrieben worden ist.

Spezieller Teil.

Coelenteraten.

Durch die Untersuchung von F. E. Schulze[1]) wurde zuerst der Ursprung von Ei- und Samenzelle bei den Schwämmen genau entdeckt. Beide entwickeln sich aus dem Mesoderm, aus der Bindesubstanzschicht des Körpers und zwar, worauf es uns hier am meisten ankommt: beide Elemente entstehen aus indifferenten Zellen, die wir als Urkeimzellen erkennen.

Die jüngsten Eizellen, welche Schulze auffand, glichen den männlichen Zellen, aus denen durch Teilung die Spermaballen hervorgehen, während durch Wachstum sich dieselben zu Eizellen differenzieren. Diese Urkeimzellen, wie wir sie nennen können, werden als unregelmäßig rundlich von Gestalt, glattrandig und dunkelkörnig beschrieben. Im Zentrum der Zelle liegt ein heller, bläschenförmiger Kern mit einem mittelgroßen Kernkörperchen.

1) F. E. Schulze, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Die Gattung Halisarca. Leipzig, Engelmann 1877.

Während weiteren Wachstums sind die Zellen amöboid beweglich. Vergleicht man nun die Figuren [1]), welche SCHULZE zur Erläuterung giebt, so tritt die Übereinstimmung der indifferenten Urkeimzellen besonders deutlich hervor.

Von den übrigen Abteilungen der Pflanzentiere will ich die Hydroidpolypen hervorheben, bei welchen Urkeimzellen mit vollster Sicherheit beobachtet worden sind.

WEISMANN [2]) hat zuerst gezeigt, daß die Keimzellen der Hydroiden aus Abkömmlingen gewöhnlicher Gewebezellen hervorgehen, wie es mit wenig Ausnahmen (Sagitta u. a.) für das ganze Tierreich gilt. Der eigentlichen Keimzellen-Differenzierung jedoch geht eine Zellen-Wucherung voraus, welche zunächst zur Anhäufung junger Zellen führt, welche das Bildungsmaterial für die Keimzellen (Ei- und Samenzelle) bilden. Diese jungen Zellen werden als Urkeimzellen bezeichnet. Sie besitzen einen größeren Kern als die gewöhnlichen Epithelzellen; weiter ist derselbe heller als der der letzteren und läßt fast immer mehrere Kernkörperchen erkennen. Diesen jungen Urkeimzellen kommt das Vermögen zu, den Ort ihrer Entstehung verlassen zu können, indem sie sich amöboid bewegen. Auf diese Weise kommt es zur Trennung von Ursprungs- und Reifungsstätte derselben.

Von größtem Interesse sind weiter die Angaben von METSCHNIKOFF [3]) über die unreifen Zentralorgane von einer Meduse, Cunina proboscidea Metschn. Dieser Forscher fand bewegliche Geschlechtszellen vor, welche er als neutrale Elemente, als Urkeimzellen ansieht, da sie bei weiblichen Tieren die Eier, bei den Männchen die Spermatoblasten bilden. Diese Zellen zeichnen sich durch einen hellen, großen, nucleushaltigen Kern aus und zeigen eine lebhafte amöboide Bewegung, indem sie vermittelst runder lappenförmiger Pseudopodien energisch kriechen.

Vergleicht man die Abbildungen [4]) METSCHNIKOFF's, welche uns Urkeimzellen eines weiblichen wie männlichen Tieres zeigen, so fällt die volle Übereinstimmung der Gebilde sofort in die Augen. Weiter aber zeigt sich, das zwischen den Urkeimzellen im Tierreich überhaupt eine merkwürdige Gleichmäßigkeit herrscht, indem die

1) Fig. 19 auf Taf. 3 und Fig. 20 auf Taf. 4.

2) WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydroidenmedusen. Jena, Fischer 1883.

3) METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe. Wien, Hölder 1886.

4) Taf. 11 ebenda.

Urkeimzelle einer Cunina von der eines Echinodermen[1]) oder einer Gephyree[2]) oder eines Wirbeltieres nicht zu unterscheiden ist.

Diese drei Fälle mögen genügen, um das Vorkommen von Urkeimzellen im Stamme der Coelenteraten zu erläutern.

Die Würmer.

Die erste Anlage der Geschlechtsorgane ist im allgemeinen sowohl bei Pathelminthen, Nemathelminthen und Anneliden genauer bekannt.

Es wird sich aber hier sogleich zeigen, daß das, was man bei den Würmern als Geschlechtsorgan bis jetzt bezeichnet hat, nicht überall ein homologes Gebilde ist, sondern bald die Stätte ist, wo die Urkeimzellen entstehen aber nicht reifen, bald die Stätte, wo sie entstehen und sich weiter differenzieren.

Um dies klar hervortreten zu lassen, beginne ich mit den Gephyreen, bei denen die Entstehung von Urkeimzellen von SPENGEL[3]) beobachtet wurde.

Bereits in der ersten Arbeit über die Eibildung von Bonellia beschreibt SPENGEL die indifferente Keimanlage, deren Elemente er als Ureier bezeichnet, indem er zugleich auf die Verhältnisse bei den Wirbeltieren hinweist.

Die Urkeimzellen bilden sich aus dem Peritonealüberzug der Wandung des Bauchgefäßes. Sie unterscheiden sich von den Zellen, denen sie ihren Ursprung verdanken, durch einen großen kugligen Kern.

Während aber bei Bonellia in der Bildung des Ovariums komplizierte Bildungen eintreten, so zeigen sich beim Echiurus[3]) einfachere Verhältnisse, indem es überhaupt nicht zur Bildung eines Ovariums kommt.

Die Urkeimzellen entstehen ebenfalls aus dem Peritonealepithel und bilden die indifferenten Keimdrüsen. Die Gestalt der

---

1) Vergl. HAMANN, Die wandernden Urkeimzellen der Echinodermen, in: Zeitschrift f. wiss Zool. Bd. 46, 1887.

2) Vergl. SPENGEL, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia, in: Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 1, 1879,

3) SPENGEL, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 2. Die Organisation des Echiurus Pallasii, in: Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 34, 1880.

Urkeimzellen ist rund, der kuglige Kern ist doppelt so groß wie der der gewöhnlichen Epithelzellen und besitzt stets ein Kernkörperchen. Bei allen Individuen ist diese erste Anlage der Keimdrüsen eine gleiche indifferente, deshalb kann man auch nicht von einem Ovarium oder Hoden sprechen, zu deren Bildung es meiner Ansicht nach überhaupt nicht beim Echiurus kommt. Es lösen sich nämlich Ballen von Urkeimzellen los von ihrer Bildungsstätte, gelangen in die Leibeshöhle und entwickeln sich hier entweder zu Eizellen, oder aber durch Teilung zerfallen sie in die Spermazellen.

Die von SPENGEL abgebildeten und ausführlich geschilderten Urkeimzellen gleichen in allen Stücken denselben Elementen der Coelenteraten und Echinodermen. Hier wie dort fällt die Menge von Kernsaft in den blasigen Zellkernen auf im Verhältnis zu der geringen Menge von tingierbarer Substanz. Dies läßt sich übrigens bei allen Urkeimzellen mehr oder minder stark ausgeprägt finden.

An diese schönen Beobachtungen SPENGEL's schließe ich eine neue Angabe von BERGH [1]) an über die erste Anlage der Keimdrüsen bei Lumbricus.

An denjenigen Stellen, wo sich beim Regenwurm später Ovarien und Hoden zeigen, trifft man beim jungen Tier vollkommen gleich gebaute Elemente, welche dieselbe Struktur besitzen. Ihr Lumen wird erfüllt von größeren Zellen, den Urkeimzellen, welche sich wiederum durch ihren hellen großen blasigen Kern auszeichnen. Ein Kerngerüst läßt sich deutlich erkennen und scheint ein kleines Kernkörperchen [2]) jedem Kerne zuzukommen.

Somit zeigen auch bei den Anneliden die Keimdrüsen (Ovarium wie Hode) ursprünglich dieselbe gleiche indifferente Anlage.

Von den übrigen hierher gehörigen Arbeiten will ich keine weitere erwähnen. Es stimmen die Verhältnisse, wie sie BERGH für Lumbricus in klarer Weise geschildert hat, bei allen Anneliden überein.

Bei Tomopteris, über welche ich zwar meine Untersuchungen noch nicht vollständig beendet habe, finden sich gleichfalls zunächst indifferente Urkeimzellen, welche in den Parapodien aus dem Peritonealepithel entstehen, um später bei einem Individuum

---

1) BERGH, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1886.

2) Vergl. ebenda, Taf. 21 Fig. 11a und 11b.

zu weiblichen, beim anderen zu männlichen Keimzellen sich zu entwickeln.

Bei den Seeplanarien hat LANG[1]) die erste Anlage der Geschlechtsorgane wenigstens teilweise beobachtet. Die jüngsten Hoden, die er fand, bestanden aus acht oder mehr Zellen, die er Spermamutterzellen nennt, da sie mit den großen Spermamutterzellen des reifen Hodens übereinstimmen. Diese Zellen zeichnen sich durch ihren ungemein großen Kern aus (Taf. 20, Fig. 5 u. 6).

Wenn es nun auch LANG nicht geglückt ist, ganz junge Entwicklungsstadien von jungen Ovarien anzutreffen, so hat er doch häufig kleinere Ovarien gefunden, in denen ein Keimlager sich fand, welches aus einer homogenen Masse von Plasma mit eingestreuten Kernen bestand. Um einzelne dieser Kerne war bereits das Plasma abgegrenzt und so hatten sich junge Keimzellen gebildet. Diese gleichen nun (vergl. die Fig. 7 auf Taf. 11) ganz in ihrem Aussehen den Zellen des Hodens, die er Samenmutterzellen nennt. Somit haben wir in diesen Zellen Urkeimzellen zu sehen, die in der Hoden- wie Ovariumanlage das Primäre sind und sich zu den Keimzellen später differenzieren.

Aus BÖHMIG's Untersuchungen über die rhabdocölen Turbellarien[2]) geht dasselbe hervor, wenn auch die eigentliche Anlage der Keimdrüsen nicht beobachtet wurde. BÖHMIG hebt hervor, daß diejenigen Zellen im Hoden, welche er als Mutterzellen deutet, „den jungen Eizellen so ähnlich sehen, daß ich es für unmöglich halte, ohne weiteres zu sagen, ob es eine Ei- oder Hodenzelle ist, welche wir vor uns haben". Jene jungen Eizellen sind ebenso wie die Samenmutterzellen die indifferenten Urkeimzellen, aus denen sich erst die Ei- wie Samenzellen entwickeln.

In dieser Weise ließen sich noch eine Anzahl von Beobachtungen heranziehen, besonders aus früherer Zeit. Es mögen aber diese wenigen genügen.

Nach den Untersuchungen von SCHWARZE[3]) werden die ersten

---

1) LANG, A., Die Polycladen des Golfes von Neapel. Eine Monographie in: Fauna u. Flora d. Golf. v. Neapel. 11. Monographie Leipzig, Engelmann 1884.

2) BÖHMIG, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien 1. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.

3) SCHWARZE, W., Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.

Anlagen von Hoden und Ovarium bei Cercarien von Zellenhaufen gebildet, deren Elemente untereinander übereinstimmen. Dieselben Zellen, welche die indifferenten Geschlechtsanlagen bilden, treffen wir im jungen Distomum-Ovarium, in dem die Eibildung lange im Gange ist, noch an und auch im Hoden sind dieselben Zellen, die Urkeimzellen, noch zu erkennen.

Für die Nemertinen hat vor allen SABATIER[1]) gezeigt, daß eine indifferente Geschlechtsanlage vorhanden ist. Nach seinen Beobachtungen findet sich in den einzelnen Säckchen zu gewisser Zeit ein feinkörniges Plasma und ein runder Kern, der etliche Nucleoli zeigt. Dies ist das indifferente Stadium. Es wächst nun entweder diese Zelle und wird zur weiblichen Keimzelle, oder aber es gehen die Spermazellen aus ihr hervor.

Bei den Nematoden entstehen die Geschlechtsanlagen aus einer einzigen Zelle, welche in die Länge wächst, indem sich die Kerne vermehren. Diese sogenannte vielkernige Zelle wurde zuerst von CLAUS[2]) beobachtet. Die weitere Entwicklung derselben wurde von SCHNEIDER[3]) ausführlich untersucht und gezeigt, daß alsbald eine Sonderung dieser vielkernigen Zelle eintritt, indem eine äußere und eine innere axiale Schicht sich bildet. Bei der weiteren Entwicklung legt sich aus der inneren Schicht das Keimgewebe an, welches aus kernhaltigem Plasma besteht. Die Ovarialanlage hat jetzt die Gestalt einer Säule angenommen, an deren beiden blinden Enden das Keimgewebe zuletzt zu liegen kommt. Dieses beim Männchen wie Weibchen an den Enden des Schlauches liegende Keimgewebe, welches im Bau übereinstimmt, darf wohl den Urkeimzellen homolog betrachtet werden. Daß die Zellgrenzen verwischt sind, und anscheinend ein Syncitium vorliegt, ist dieser Deutung wohl kaum im Wege. In jedem Falle besteht auch bei dieser Gruppe eine indifferente Geschlechtsanlage und erst spät tritt die Differenzierung in die eigentlichen Keimzellen ein.

---

1) SABATIER, Revue des Scienc. natur. Montpellier, Ser. 3, Vol. 2, 1882.

2) CLAUS, Über einige im Humus lebende Anguilluliden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 12, 1862.

3) Monographie der Nematoden, Berlin, Reimer 1866.

Die Echinodermen.

In allen Gruppen der Stachelhäuter habe ich [1]) vor kurzem eine indifferente Genitalanlage nachgewiesen, welche von Zellen gebildet wird, die schon lange vor der Entstehung jeglicher Geschlechtsorgane sich nachweisen lassen.

Ein junger Seestern oder ein Seeigel von einem halben Zentimeter Durchmesser zeigt in der Dorsalwand ein meist ringförmig verlaufendes Organ, die Genitalröhre, welche angehäuft ist von amöboid beweglichen Zellen, deren große, blasige Zellkerne die Zellen selbst leicht erkennen machen. Diese Zellen sind die Urkeimzellen. Die indifferenten Genitalanlagen bestehen nun in seitlichen Auftreibungen oder Aufsackungen dieser Genitalröhren und werden von den Urkeimzellen erfüllt. Erst später tritt ein Lumen in den sackförmigen Anlagen auf und die weitere Differenzierung dieser Zellen erfolgt. Bei einem Individuum entstehen die Eizellen, beim anderen die Spermazellen aus denselben.

Eine Genitalröhre findet sich bei Ophiuren ebenso vor, wie bei den Crinoiden. Auch in diesen beiden Klassen entstehen die Genitalanlagen in gleicher Weise. Auf die im einzelnen komplizierten Verhältnisse will ich hier nicht weiter eingehen, da ich sie am anderen Ort genauer geschildert habe [1]). Auf die Genitalorgane von Ophiuren und Crinoiden denke ich aber baldigst in einer Monographie über beide Gruppen in ausführlichster Weise zurückzukommen.

Arthropoden.

Die erste Anlage eines Ovariums einer Daphnie ist ein solider Körper von langgestreckter spindliger Gestalt. Sein Inhalt besteht aus völlig homogenem Plasma, in welchem ziemlich gleichmäßig verteilt die kleinen gleich großen Kerne liegen [2]). Aus diesem Keimlager entwickeln sich die Eier in für uns hier indifferenter Weise. Betrachten wir nun ein ausgebildetes Ovarium, so treffen

---

1) Hamann, Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei Echinodermen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1887.

2) Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden Abhdlg. 2, 3, 4. Leipzig 1877, siehe Taf. 10 Fig. 48 und Taf. 11, Fig. 57.

wir das Keimlager, das heißt die Plasmamasse mit den Kernen am hintersten Ende desselben. In diesem Keimlager bilden sich die Keimzellen, die zuerst eine kompakte Masse darstellen, dann aber zu den Keimzellengruppen zusammentreten, aus deren jeder ein Ei hervorgehen kann. Das Keimlager mit seinen Kernen repräsentiert die Urkeimzellen, zumal es schon von WEISMANN betont wird, „daß das, was wir bei den Daphniden als Keimlager sehen, wirklich schon Zellen sein können, wenn es auch vorläufig noch nicht gelungen ist, den sichern Nachweis dafür zu führen“ [1]. Vergleichen wir nun den ausgebildeten Hoden einer Daphnie mit dem Ovarium, so treffen wir im blinden Ende derselben die gleichen indifferenten Urkeimzellen an, das gleiche Keimlager [2].

Zu den gleichen Resultaten ist auch CLAUS [3]) gekommen. Im Gegensatz aber zu WEISMANN betont er, daß in der jungen Keimstockanlage nicht eine Plasmamasse mit eingestreuten Kernen vorhanden sei, sondern daß es sich vielmehr um Zelleinheiten handle, „deren Keimbläschen, von einer dünnen spärlichen Protoplasmaschicht umlagert und nicht etwa in gemeinsamer Grundsubstanz gelagert, erst später zur Zellenbegrenzung führen“. Die Abbildungen [4]) der jungen Keimstöcke, welche CLAUS giebt, sind besonders gut geeignet, das indifferente Stadium der Urkeimzellen zu demonstrieren.

Für die Phyllopoden hat GROBBEN [5]) gezeigt, daß die Genitalanlage, welche sich bereits im fünften Furchungsstadium differenziert, eine Zellenplatte vorstellt, die ursprünglich eine einheitliche Masse bildet, später aber in zwei Teile zerfällt. Diese Zellen, — Urkeimzellen — besitzen einen relativ großen runden Zellkern.

In ausgezeichneter Weise ist bei den Milben eine indifferente Geschlechtsanlage vorhanden. Im Nymphenstadium von Trombidium

1) WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Abhdlg. 2, 3, 4, Leipzig 1877, pag. 72.

2) Vgl. ebenda Abhdlg. 6, Taf. 8, Fig. 1.

3) CLAUS, Zur Kenntnis der Organisation und des ferneren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren, aus: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27, pag. 391.

4) Vgl. ebenda Taf. 27, Fig. 15 und 16.

5) GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der Moina retirostris. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden, in: Arb. Wien. Institut, Bd. 2, 1879.

fuliginosum Herm. beschreibt HENKING[1]) die Genitalanlage als ein hufeisenförmiges Gebilde, welches von Zellen erfüllt wird, die eine gleiche Größe und einen großen Kern besitzen. Der kuglige große Kern mißt halb so viel, als der Zelldurchmesser beträgt.

Bei sämtlichen Nymphen fand er die gleiche Anlage. Da nun aber Männchen wie Weibchen gleich häufig sind und somit nicht anzunehmen ist, daß der Verfasser immer nur eine Form vor sich gehabt habe, so folgt, daß zu gewisser Zeit ein Geschlechtsunterschied noch nicht zu konstatieren ist, somit noch nicht aus dem Bau der indifferenten Anlage auf das spätere Geschlecht zu schließen ist.

Die Verhältnisse bei der Entstehung der Genitalorgane der Insekten sind teilweise ziemlich verwickelte und mögen im einzelnen differieren können. Im großen ganzen jedoch handelt es sich auch bei dieser Gruppe um eine indifferente Genitalanlage, wie vorzüglich BRANDT[2]) betont und beschrieben hat.

Zeigen selbst noch die ausgebildeten Ovarien und Hoden bei den Insekten eine allgemeine bauliche Übereinstimmung, welche auf eine gemeinsame Anlage hindeutet, so ist diese selbst in verschiedenen Abteilungen beobachtet worden. Nach BRANDT „verbleibt die Genitalanlage bei den Insekten lange Zeit bis in das postembryonale Leben hindurch in einem indifferenten Stadium“[3]). Das soll aber nichts anderes heißen als: Die Zellen, welche die Genitalanlage zusammensetzen, sind noch indifferent, noch nicht zur Ei- oder Samenzelle entwickelt, somit also echte Urkeimzellen, oder Ureier, oder welchen Namen man ihnen auch immer geben will.

Weiter führe ich folgende Worte BRANDT's[4]) an: Die Anlagen der Endkammern und Hodenfollikel entstehen, wie oben auseinandergesetzt, auf ein und dieselbe Weise, als Ausstülpungen, und stimmen eine Zeitlang wohl vollständig miteinander überein. Nur bei manchen Insekten giebt die verschiedene Anzahl der Hodenfollikel und

1) HENKING, Beiträge zur Anat., Entwicklungsgesch. u. Biologie von Trombidium fuliginosum Herm., in: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 37, 1882.

2) BRANDT, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Ein vergleichend-morphologischer Versuch mit Zugrundelegung des Insekteneies. Leipzig, Engelmann, 1878.

3) Vergl. ebenda die Abbildungen auf Tafel 3.

4) Ebenda pag. 86.

Eiröhrenanlagen ein Criterium für ihre Unterscheidung. Im übrigen ist erst die histologische Differenzierung in den Ausstülpungen der Genitalanlage für die Geschlechtsbestimmung maßgebend.

Sehen wir nun im einzelnen zu, wie die junge indifferente Genitalanlage gestaltet ist, so haben wir bei den Lepidopteren (Pieris brassicae) beim Embryo an der Rückenwand der Leibeshöhle, rechts und links dicht am Herzen einen anfänglich elliptischen Körper vor uns, welcher ganz mit rundlichen Zellen erfüllt ist, deren Keime nach BRANDT's Angabe „amöboid gestaltet" sein sollen. Dies ist die erste bisher beobachtete indifferente Genitalanlage. Ihre eigentliche Entstehung geht uns hier nichts weiter an, da es, zunächst wenigstens, mir nur auf die Konstatierung der Urkeimzellen ankommt. Je nachdem nun der Ausführungsgang dieser Genitalanlage entweder in der Mitte derselben, oder am hinteren Ende beginnt, führt die spätere Differenzierung zu einem Hoden oder Ovarium, wie BESSELS [1]) nachwies und BRANDT [2]) bestätigt hat.

Von großer Bedeutung für die uns hier beschäftigende Frage sind die Untersuchungen von SCHNEIDER [3]) über die Genitalanlagen der Insekten. Ich will hier nicht auf die Einzelheiten eingehen, da ich dann manchen strittigen Punkt berühren müßte. Da, wo die Eier direkt im Eierstock entstehen, grenzen sich Zellen mit kugligen Kernen aus dem Protoplasma desselben ab; dieselben Zellen werden nun beim Männchen zu den Spermatoblasten, welche sich später teilen. Somit haben wir hier ein und dieselbe noch indifferente Zellform vor uns, aus welcher Ei- wie Samenzellen hervorgehen. Bei der Eibildung mit Dottersack, welcher der ersteren gegenübersteht, sind die Verhältnisse die gleichen.

Mollusken.

Über die Genitalanlage der Mollusken scheinen die wenigsten sicheren Beobachtungen vorzuliegen. Bei Agriolimax agrestis finden

1) BESSELS, E., Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.

2) A. a. O.

3) SCHNEIDER, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zoologische Beiträge, Band 1, herausgegeb. v. SCHNEIDER, Breslau, 1885.

Tunikaten.

Sehr genau hat ULJANIN[1]) sich über den Bau der jungen Hoden und Ovarien ausgesprochen. Er schildert uns, wie in der jungen Hodenanlage und im jungen Ovarium die gleichen Zellen sich finden. Die Zellen sind großkernig und bilden einen Zellhaufen, welchen er für homolog ansieht dem Keimepithel des Wirbeltiereierstockes. Somit haben wir auch bei dieser Gruppe als erstes Stadium der Genitalorgane eine aus großkernigen runden Urkeimzellen bestehende indifferente Genitalanlage vor uns.

Gleiche Beobachtungen über den Bau von Ovarium und Hoden liegen von A. B. LEE[2]) vor. An Appendicularien fand er, daß die erste Anlage der Geschlechtsorgane ein Syncitium ist, welches in den Hoden und das Ovarium zerfällt, die somit beide ursprünglich den gleichen Bau haben.

Wirbeltiere.

Auf die Verhältnisse, wie wir sie bei den Wirbeltieren finden, näher einzugehen ist hier überflüssig, da das Vorkommen von Urkeimzellen oder Ureiern in den verschiedenen Abteilungen derselben bekannt ist. Wir finden bei den Wirbeltieren Zellen, welche aus dem Keimepithel entstehen und denen das Vermögen aktiver Bewegung zukommt.

Wie bei den Wirbellosen zeichnen sich die Urkeimzellen auch der Wirbeltiere durch ihre runde Gestalt und ihren großen blasigen Kern aus.

---

1) ULJANIN, B., Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel. Eine Monographie, in: Faun. u. Flor. d. Golf. v. Neap. 10. Monographie, Leipzig, Engelmann, 1884.

2) A. B. LEE, in: Recueil zoolog. suisse, 1. ser. tom 1, 1884. Leider ist mir die Originalabhandlung nicht zugänglich, da die Zeitschrift auf hiesiger königl. Universitäts-Bibliothek fehlt.

Allgemeine Betrachtungen.

Zur Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Ehe wir die weitere Entwicklung der Urkeimzellen zu Ei- und Samenzellen betrachten, möchte ich auf die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung überhaupt eingehen. Dabei will ich aber vorausschicken, daß es mir fern liegt, irgend welche neue Spekulationen vorbringen zu wollen und möge deshalb zu unserer weiteren Betrachtung das genügen, was CLAUS [1]) in seinem Lehrbuch über die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung sagt: „Der Ursprung der digenen Fortpflanzung, welche für sämtliche Metazoen Geltung hat, ist ohne Zweifel auf die Zellkolonien der Protozoen und Protophyten zurückzuverfolgen, von denen die Metazoen ableitbar erscheinen. Offenbar ist der Konjugationsvorgang zweier scheinbar gleicher Zellen, wie er schon bei den Konjugaten unter den Algen vorkommt, eine ursprüngliche Form der digenen Fortpflanzung, die auch zu der Überzeugung hinleitet, daß Eizelle und Spermazelle different gewordenen Formen von Keimzellen gleich zu setzen sind".

Diese Vermutung wird durch die Thatsachen, welche ich im ersten Abschnitt zusammengestellt habe, zur vollen Gewißheit erhoben. Ja wir können auch heute noch bei allen Metazoen ontogenetisch diese noch indifferenten Keimzellen, wie sie CLAUS fordert, als Urkeimzellen antreffen, wie ich oben gezeigt habe.

Daraus nun, daß das Urkeimzellenstadium ontogenetisch bei allen Tieren rekapituliert wird, kann man folgern, daß dasselbe von großer Bedeutung für die Entwicklung des Einzelindividuums sein muß. Denn wenn dies nicht der Fall wäre, würde es sicher entweder bei allen Tieren oder doch wenigstens bei einigen ausgefallen sein, und es würde sich aus dem Zellmaterial im Embryo, aus welchem die Urkeimzellen entstehen, gleich die Ei- oder die Samenzelle entwickeln.

Wäre dies letztere aber der Fall, so würde die Geschlechtsbestimmung jedes einzelnen Individuums in eine sehr frühe Zeit gerückt werden, sicher in eine Zeit, welche derjenigen um vieles vorangeht, in welche jetzt dieselbe zu liegen kommt.

---

1) C. CLAUS, Lehrbuch der Zoologie, 1885, pag. 77.

Bei den Echinodermen beispielsweise sehen wir an dem jungen Seestern oder dem jungen Seeigel, oder einer Holothurie zu einer Zeit, wo alle anderen Organe vollständig angelegt und entwickelt sind, noch keine Keimzellen, sondern nur die Urkeimzellen vor uns. Ein Seestern von einem halben Zentimeter Durchmesser zeigt die erste Anlage von Geschlechtsorganen und diese sind ebenfalls nur mit Urkeimzellen angefüllte Säckchen, die weiter wachsen und in denen später die Differenzierung in Ei- und Samenzellen erfolgt.

Fragen wir nun nach dem Grunde dieser Erscheinung, fragen wir, warum erhält sich im jungen Tiere so lange Zeit ein indifferenter Zustand, so ist die Antwort wohl am nächsten gelegen, welche einen Vorteil behauptet, welcher für das Tier hierdurch erwächst.

Die späte Differenzierung wird den einzelnen Individuen von großem Nutzen sein. Besonders wird dieselbe dann stattfinden, wenn die Tiere getrennt geschlechtlich sind, wie es ja die Mehrzahl ist. Welche Momente es aber sind, die die Entscheidung über das Geschlecht herbeiführen, ist uns ja zum größten Teile nur vermutungsweise bekannt.

Gehen wir jetzt zurück zu den Betrachtungen von CLAUS. Derselbe sagt, daß der Konjugationsvorgang zweier scheinbar gleicher Zellen, wie er schon bei den Konjugaten unter den Algen vorkommt, eine ursprüngliche Form der digenen Fortpflanzung sei, somit Ei- und Samenzellen vermutungsweise different gewordenen Formen von Keimzellen gleich gesetzt werden können.

Eine Konjugation von Urkeimzellen findet bei jetzt lebenden Metazoen nirgends statt. Überall wo Kopulationsvorgänge eintreten, sind die Urkeimzellen schon weiter differenziert in Ei- und Samenzelle. Wollen wir auf Verschmelzung von gleichen Zellen hinweisen, so bleiben uns nur die Protozoen, welche solche Erscheinungen zeigen. Sind wir aber berechtigt, daraus, daß ontogenetisch ein Urkeimzellenstadium sich überall im Tierreich wiederholt, zu schließen, daß es einst niedere Tierformen (Metazoen) gegeben hat, bei denen die Befruchtung in der Verschmelzung zweier gleich gebauter Zellen bestand? Und daß erst später eine Differenzierung der anfangs gleichgebauten Zellen eintrat, indem durch Arbeitsteilung Ei- und Samenzelle entstanden und dieser Entwicklungsmodus sich vererbt, da für die Art ein Nutzen hieraus erwuchs? Wer das biogenetische Grundgesetz HAECKEL's anerkennt dürfte wohl diese Fragen bejahen und somit annehmen, daß die ersten Metazoen bereits besondere Zellen — Urkeimzellen —

bildeten, welche bei der Befruchtung miteinander verschmolzen. Damit wäre ein Fortschritt gegen die Protozoen gegeben, bei denen gewöhnliche Körperzellen (Konjugaten) miteinander verschmelzen können.

Sehen wir nun weiter zu, wie die Urkeimzellen sich differenzieren in die Keimzellen, so tritt uns dasselbe Verhalten entgegen, welches jede gewöhnliche Zelle zeigt, das heißt: sie können entweder wachsen, oder aber sich teilen. Im einen Falle entsteht durch Wachstum die Eizelle [1]), im anderen durch Teilungsvorgänge die Spermazellen und zwar mehrere, mindestens mehr als eine aus einer Urkeimzelle. So kommt es, daß bei der Befruchtung ungleich große Teile miteinander verschmelzen. Es ist eine Arbeitsteilung eingetreten, indem die einen Zellen zur Weiterentwicklung die nötigen Nährstoffe aufnehmen, während auch der Zellkern zum sog. Keimbläschen heranwächst. Aus diesem letzteren aber wird, so können wir uns den Vorgang der Ausstoßung von Richtungskörperchen klar machen, das in ihm enthaltene Keimplasma, der Träger der Vererbung, zurückbehalten, während die übrigen Bestandteile aus dem Keimbläschen in Gestalt der Richtungskörperchen entfernt werden. Ein ähnlicher Entwicklungsgang scheint bei der Bildung der Spermatozoen stattzufinden, denn hier scheint auch nicht die ganze Masse der aus der Urkeimzelle hervorgegangenen Gebilde in die Spermazellen überzugehen und im Kopf derselben haben wir dann ebenfalls nur das Keimplasma allein als den Träger der Vererbungserscheinungen anzusehen. Beide, der Kern der Spermazelle und der nach Ausstoßung der Richtungskörperchen zurückgebliebene Eikern verschmelzen dann miteinander, wie zuerst Hertwig [2]) gezeigt hat.

Als die ursprüngliche, anfängliche Form der geschlechtlichen Fortpflanzung ist diejenige anzusehen, bei welcher bei ein und demselben Individuum beiderlei Geschlechtsstoffe entstehen. Den einfachsten Fall bieten uns die Spongien, bei denen die Entstehung

1) Daß in vielen Fällen (Echinodermen, Wirbeltiere u. a.) nicht alle Urkeimzellen zu Eiern sich differenzieren, sondern nur ein Teil, ein anderer aber zu den Follikelzellen wird, kann hier bei Seite gelassen werden, da beide sich anscheinend streng gegenüberstehende Bildungsweisen in derselben Familie (Gephyreen) nebeneinander vorkommen.

2) Hertwig, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Leipzig, 1876. Vergl. weiter desselben: Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Jena 1885.

von Urkeimzellen nicht an eine bestimmte Stelle gebunden ist, sondern an den verschiedensten Stellen im Mesoderm vor sich gehen kann. Ebensowenig ist eine bestimmte Reifungsstätte für die weitere Entwicklung derselben vorhanden. Auch diese kann an jeder Stelle des Mesoderms liegen.

Der Ursprung der Urkeimzellen und das Keimplasma.

Fragen wir nun nach dem Ursprung der Urkeimzellen, so stellen sich uns zwei anscheinend verschiedene Bildungsweisen gegenüber. Es können die Urkeimzellen bereits bei der Furchung der Eizelle entstehen, indem das gefurchte Ei „einmal in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art zerfällt", wie Nussbaum dies für das ganze Tierreich wollte. Thatsächlich ist diese Art der Entstehung aber nur in sehr wenigen Fällen beobachtet.

Der am verbreitetsten erscheinende Bildungsmodus ist vielmehr folgender: Die Urkeimzellen entwickeln sich aus Zellen, welche im Embryo bereits eine gewisse Differenzierung zeigen.

Mit diesem Satze komme ich auf die Kölliker'schen Reflexionen, die er in seiner gedankenreichen Schrift: „Über die Bedeutung der Zellkerne" niedergelegt hat, und zugleich auf Weismann's an verschiedenen Stellen ausgesprochene Ansichten über Kontinuität des Keimplasmas.

Betont man die ursprünglich indifferente Anlage der Geschlechtszellen im Tierreiche, so scheint mir, daß manches zu den hier in Beziehung kommenden Fragen gesagt werden kann.

Ehe ich aber zu irgend welchen Spekulationen über das Keimplasma übergehe, sei es erst gestattet, einige Thatsachen über die Entstehung der Urkeimzellen in das gebührende Licht zu stellen.

Nehmen wir zum Beispiel die Gephyreen, bei denen die Entstehung von Urkeimzellen und ihre Differenzierung in die Urkeimzellen durch Spengel [2]) beobachtet ist, so sehen wir, daß dieselben aus Zellen des die Leibeshöhle auskleidenden Epithels hervorgehen. Dasselbe gilt für die Anneliden und andere Formen. Bei den Hydroiden gehen die Urkeimzellen hingegen aus Ektodermzellen her-

---

1) Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

2) Spengel, a. o. O.

vor, und zwar aus in gewissem Sinne noch indifferenten Zellen der Haut.

Diese beiden Beispiele mögen für die weiteren Betrachtungen genügen.

Sehen wir so, daß die Urkeimzellen aus Epithelzellen, seien es nun solche des Ektoderms oder des Mesoderms, entstehen können, so ist doch noch niemals die Entwicklung derselben aus einer bestimmt differenzierten Zelle, etwa einer Muskel-Nerven- oder Drüsenzelle beobachtet worden. Es bestehen somit Unterschiede zwischen den Zellen im ausgebildeten Tierleibe. Und zwar können wir sagen, daß Zellen, welche noch nicht eine bestimmte Funktion übernommen haben, wie das bei den Drüsen-, Muskel-, Nervenzellen beispielsweise der Fall ist, sondern welche, wie die Epithelzellen, seien sie nun als Körperbedeckung oder als Coelomauskleidung vorhanden, noch ein indifferenteres Stadium darstellen, sich zu Urkeimzellen umbilden.

Kölliker [1]) hat in einem an scharfsinnigen Bemerkungen reichen Aufsatze darauf hingewiesen, daß man noch im ausgebildeten Geschöpfe Zellen mit embryonalem Charakter vor sich habe. Zu diesen Zellen rechnet er die tiefsten Zellen der geschichteten Epithelien und des Horngewebes, die Osteoblasten, gewisse Bindegewebszellen und andere mehr. Zu diesen Zellen mit embryonalem Charakter würde bei niederen Tieren noch eine weitere Anzahl hinzutreten, wie das Coelomepithel, die tieferen Schichten des Ektoblastes (bei Coelenteraten die sogenannten interstitiellen Zellen von Kleinenberg) u. a.

Diese Thatsache nun, daß die Urkeimzellen sich fast überall im Tierreich aus bereits differenzierten Zellen ableiten, also spät entstehen, wirft ein besonderes Licht auf die Frage nach dem Keimplasma.

Es ist diese Frage von Kölliker in anderem Sinne beantwortet worden als von Weismann; und zwar hat derselbe eine große Anzahl von Beweisen gegen die Annahmen Weismann's beigebracht.

Nach Kölliker ist eine strenge Scheidung von somatischen Zellen und Keimzellen nicht vorhanden. Jede embryonale Zelle hat das Vermögen, das Ganze zu erzeugen, und ist also in gewissem Sinne Keimzelle. Daß bei höheren Tieren das Vermögen, zu Keim-

1) Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

zellen zu werden, nur an bestimmte Elemente gebunden scheint, ist mit besonderen Verhältnissen verknüpft.

Daß man aber allen embryonalen Zellen das Vermögen zuerkennen muß, zu Keimzellen sich zu differenzieren, beweist die Regenerationsfähigkeit vieler Tiere, auf welche Kölliker ausdrücklich hinweist. Überall wo ein Organ sich neu erzeugt, muß Keimplasma in den Zellenkernen vorhanden sein. So nimmt Kölliker [1]) an, daß bei Geschöpfen, welche verloren gegangene Organe neu bilden können, an der Wundfläche aus den benachbarten Gewebselementen Zellen von embryonalem Charakter entstehen können, welche nach denselben Gesetzen wie beim Embryo die Bildung des Organes bedingen.

Da wir ja in allen diesen Fragen nur rein hypothetisch verfahren können und als Keimplasma den Stoff bezeichnen, welcher im Zellkern liegend die Fähigkeit hat, all' die Eigenschaften eines Organismus auf seine Nachkommen zu übertragen, so läßt sich als einfachste Hypothese, welche mit den Thatsachen in Einklang zu bringen ist, folgende aufstellen.

Allen Körperzellen ist Keimplasma beigemengt und dieses kann unter Umständen die Herrschaft über das histogene Plasma erlangen. Ein Beispiel soll dies erläutern. Bei der Hydra, unserem Süßwasserpolypen, lassen sich alle die eigentümlichen Regenerationserscheinungen gar nicht erklären, macht man nicht diese Annahme. Die Teilstücke der Hydra können eine neue Hydra nur dann erzeugen, wenn allen Kernen Keimplasma beigemischt war, — so nehmen wir der Kontinuität des Keimplasmas zu Liebe an — im anderen Falle sehen wir, wie nur an einzelnen Stellen der Haut Wucherungen in dem tieferen Ektodermepithel eintreten, wie sich aus den interstitiellen Zellen Urkeimzellen erzeugen und wie aus einer indifferenten Genitalanlage entweder ein Eierstock oder ein Hoden sich bildet und zwar am selben Tiere.

So wie sich die Regenerationserscheinungen hier erklären lassen, so im ganzen Tierreiche.

Daß sich nur immer da, wo Keimzellen entstehen und später meist die Anlage der Ovarien und Hoden nachfolgt, Keimplasma dem histogenen Plasma der einzelnen Zellen beigemischt finden solle, ist eine durch nichts gerechtfertigte Annahme. Ja, wenn diese Annahme richtig wäre, so würde die Thatsache selbst schwer faßbar sein. Denn sobald einmal in einem Organismus die Bildung

1) A. o. O. p. 44.

von Keimzellen an der bestimmten Stelle aus irgend welchen Ursachen unterbleiben müßte, so hätte derselbe keine Aussicht auf Nachkommenschaft. Nehmen wir aber an, daß das Keimplasma in allen Zellkernen des Körpers vorhanden ist, unter gewöhnlichen Umständen aber nur an gewissen Stellen die Herrschaft über das histogene Plasma erlangt (Hoden und Ovarien), so werden die Fälle, wo neben der Bildung von Urkeimzellen noch eine andere Fortpflanzung vorhanden ist, erklärlich. Bei unserer Hydra entstehen am Körper immer neue Knospen, auch im Herbst, wenn die nötigen Bedingungen für die Bildung von Ei- und Samenzellen fehlen. Daß aber hier junge Knospen am Muttertier entstehen, welche demselben schließlich gleichen, läßt sich doch nur erklären, wenn Keimplasma als allen Zellen beigemischt gedacht wird [1]).

Hier könnten als weitere Beispiele die einzelnen Quallen, welche sich, wie Metschnikoff und Lang gezeigt haben, durch Teilung vermehren, genannt werden, sowie die Steinkorallen, die Wurmformen, welche sich durch Sprossung vermehren u. s. w.

Ein gleich großes Kontingent stellt das Pflanzenreich. Der von Strasburger besonders betonte Fall der Begonia steht ja keineswegs vereinzelt da. Jede Pflanze, welche auf ungeschlechtliche Weise sich zu vermehren im stande ist, zeigt ja aufs evidenteste, daß Keimplasma allen Zellen beigemischt sein muß. Anders kann es ja kaum verständlich scheinen, wie ein Sproß die ganze Pflanze mit all ihren einzelnen Teilen hervorbringen kann.

Eine weitere Frage ist nun aber die: Wie kommt es, daß das Keimplasma, welches wir uns als in allen Zellenkernen enthalten denken, nur an gewissen Stellen die Herrschaft über das histogene Kernplasma erlangt, an anderen aber nicht? Oder mit anderen Worten gesagt: Warum bilden sich aus Zellen embryonalen Charakters bei den meisten Tieren immer nur an gewissen wenigen Stellen Urkeimzellen und weiterhin die Geschlechtsorgane?

Auch um diese Frage zu beantworten, scheint ein Blick auf die niederen Tierformen nicht ohne Belang zu sein.

Geschlechtsorgane, oder besser gesagt, die anfänglich indifferente Genitalanlage entsteht bei den verschiedensten Tieren an den verschiedensten Orten. Bei der Hydra in der Haut an keineswegs

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich darauf aufmerksam machen, daß ich bei den Hydren in hiesiger Gegend — grüne wie farblose Art — nie Hoden und Ovarien am gleichen Tiere beobachtet habe, während bei beiden Formen aus der Umgegend von Jena (die farblose aus dem Teiche des Prinzessinnengartens) fast stets der größte Teil zwittrig waren.

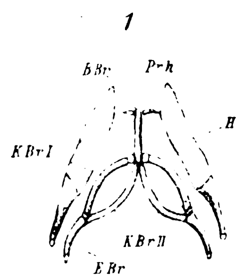
immer bestimmter Stelle, denn unterhalb der Tentakel bis zum Fuß herab, also am ganzen Leibe, können sich Haufen von Urkeimzellen bilden und somit die Geschlechtsorgane, da die Zellen nicht wandern. Bei den übrigen Formen von Polypen ist die Bildung auf bestimmte Stellen des Körpers beschränkt. Von hier aus wandern die Urkeimzellen — und zwar vom Ektoderm aus — in das Entoderm behufs besserer Ernährung. Daß sie nun nicht gleich im Entoderm entstehen, sondern nach wie vor in der äußeren Haut, hat seinen Grund, wie mir scheint, einfach darin, daß bei diesen Tieren die Zellen der äußeren Haut, besonders die interstitiellen Zellen, mehr ihren embryonalen Charakter bewahrt haben, als die des Entoderms, welche lediglich für die Ernährung sorgen. Bei den höheren Medusen liegen die Sachen wiederum anders, hier entstehen die Zellen aus tieferen Lagen des Entoderms.

Ich will nun nicht alle Körperstellen herzählen, an welchen Geschlechtsorgane entstehen können. Schon aus den genannten Beispielen läßt sich wohl folgern, daß die Ursachen, welche die Entstehung von Keimzellen nur an einzelnen Punkten des Körpers zulassen, sehr verwickelte sind. So viel aber läßt sich mit Sicherheit sagen, daß, angenommen jede Zelle konnte vermöge des in ihrem Kern beigemischten Keimplasmas zur Keimzelle werden, diejenigen Urkeimzellen, welche an solchen Orten entstanden sind, wo sie am leichtesten die Mittel zu ihrer Weiterentwicklung fanden, sich erhalten haben werden und so bestimmte Orte für ihre Entstehung sich nach und nach ausbildeten. So sehen wir, wie auch hier durch das Prinzip der Auslese einzelne Stellen mit der Hervorbringung von Urkeimzellen betraut wurden.

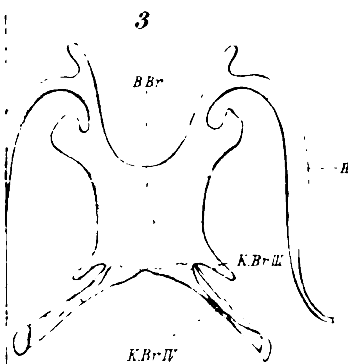
So liegen die Verhältnisse bei den Echinodermen, bei Gephyreen u. a. Hier entstehen die Urkeimzellen an Stellen, wo sie durch die benachbarten Blutgefäße leicht ernährt werden können, um dann in den verschiedenen Gruppen an verschiedenen Stellen in bestimmten Bildungen zu den definitiven Keimzellen sich zu differenzieren.

So entstehen auch bei den Anneliden die Urkeimzellen ebenfalls in der Nähe der Blutgefäße aus Zellen des Peritonealepithels. Würden wir so auch die übrigen Tiergruppen durchgehen und fragen, warum die Keimzellen immer an dem oder jenem Orte und an einem anderen auftreten, so würde sich wohl immer zeigen, daß an die betreffenden Stellen, wo Urkeimzellen entstehen und Ovarium und Hoden liegen, die denkbar günstigsten für die weitere Entwicklung und Ausbildung der Keimzellen im Körper sind.

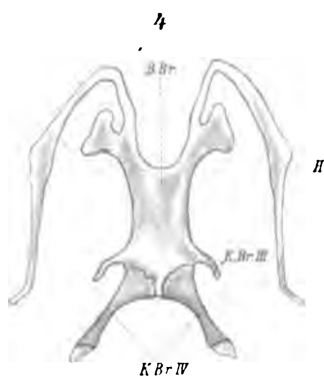
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



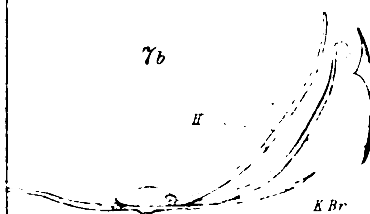
Triton crist.



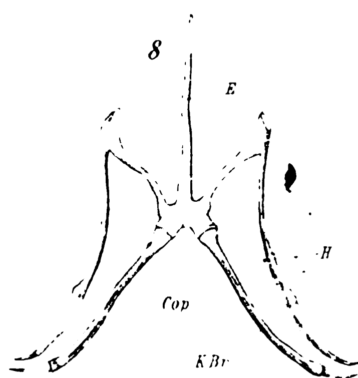
Rana esculenta.



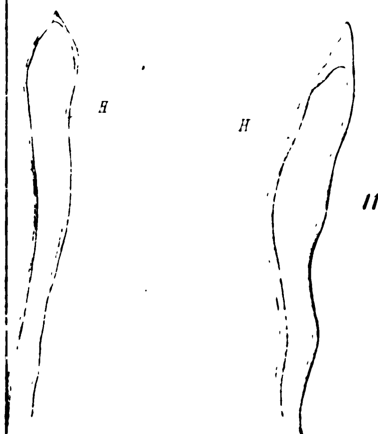
Bufo ciner.



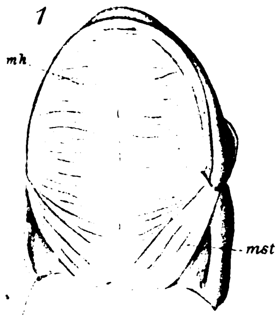
Lacerta viridis.
Profil Ansicht



Pseudopus Pallas.



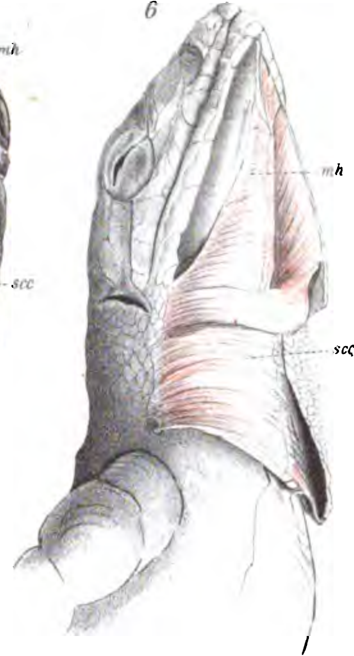
[C]oluber natr. Vipera ammodyt.



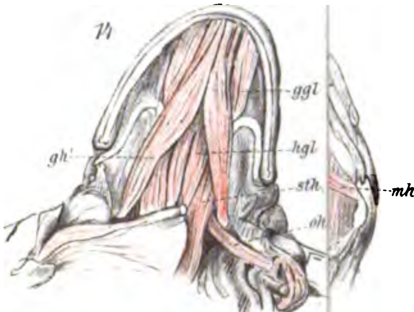
Salamandra mac.



ys europ.



Lacerta viridis.

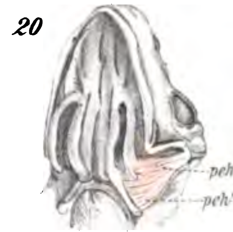


Bombinator ign.

vis.



Rana escul.



Bombinator ign.

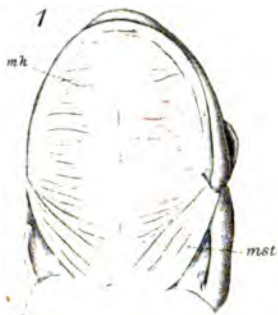


Rana esculenta.



Rana esculenta.

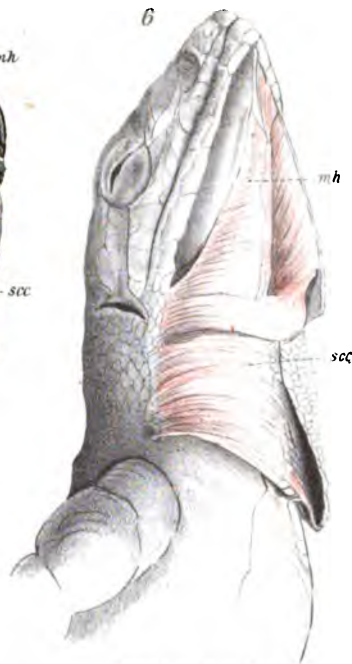
Aut. del. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



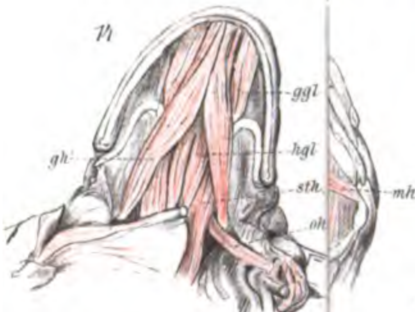
Salamandra mac.



ys europ.



Lacerta viridis.



Bombinator ign.

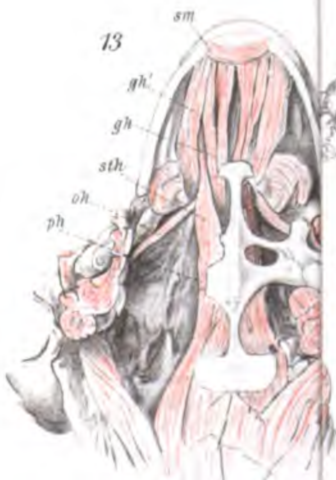
vis.



Rana escul.



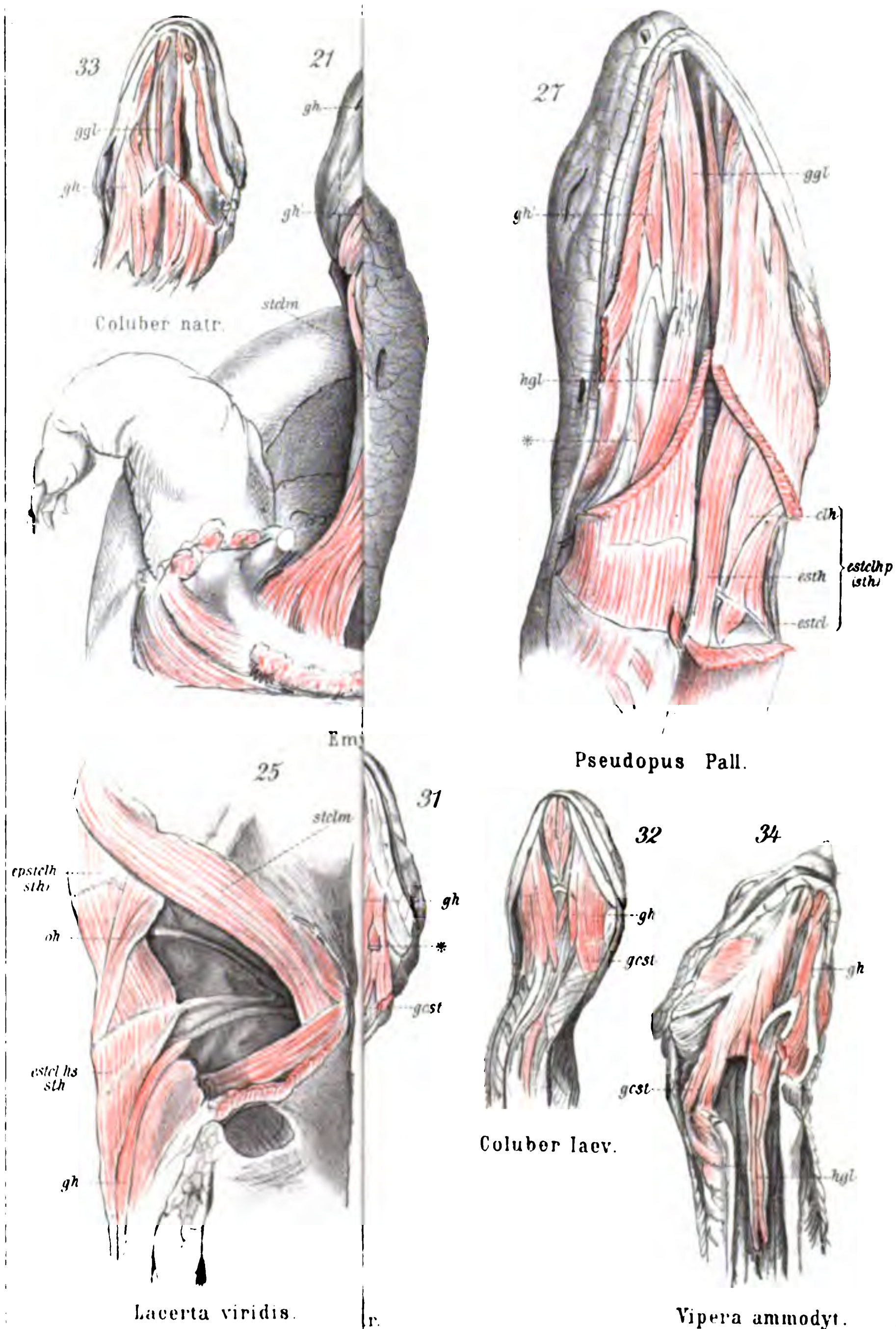
Bombinator ign.

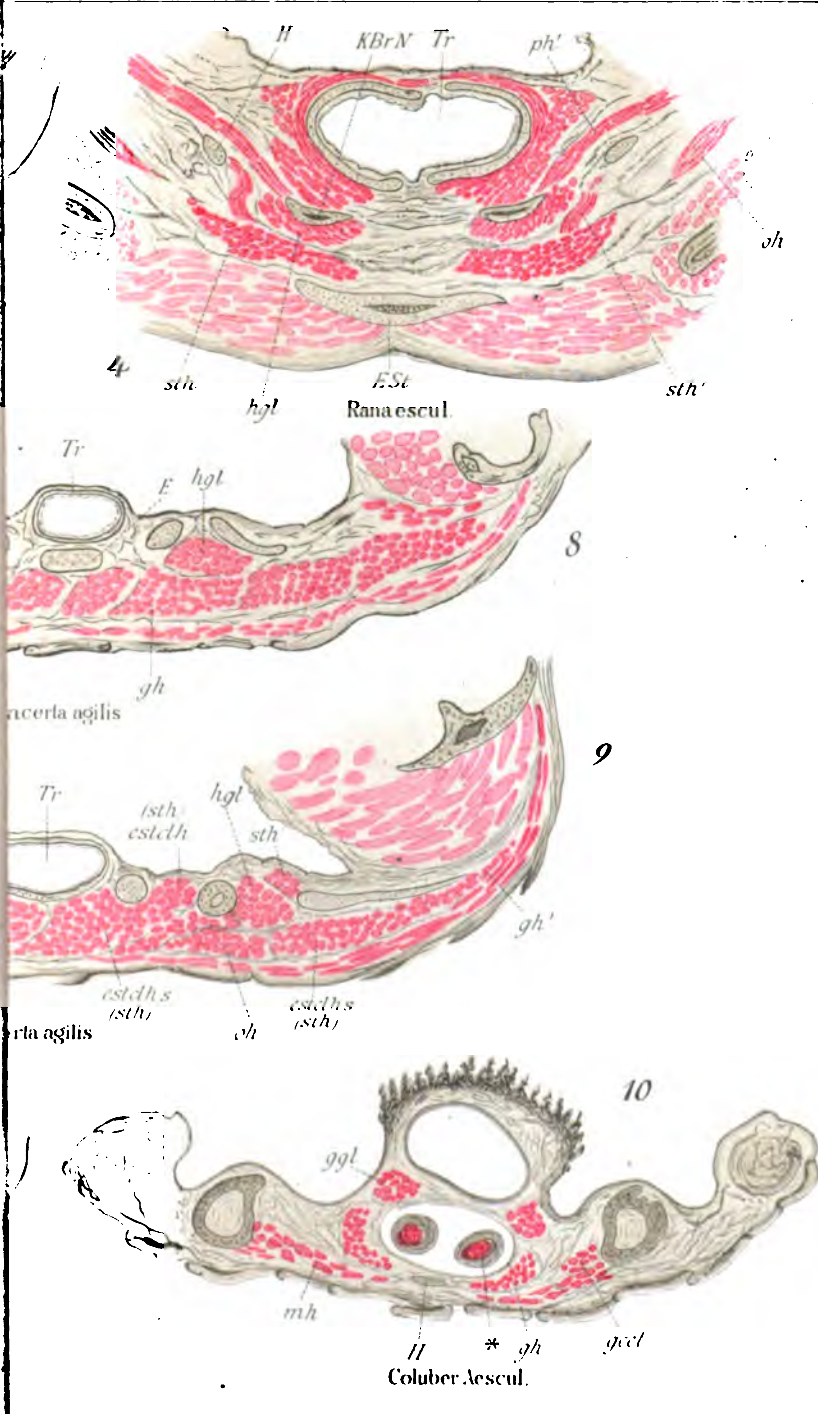


Rana esculenta.



Rana esculenta.


33
21
ggl
gh
gh
gh
stclm
Coluber natr.
27
ggl
gh
hgl
*
clh
esth
estcl
estclhp
isthi
Pseudopus Pall.
Em
25
stclm
epstclh
sthi
oh
estcl hs
sth
gh
Lacerta viridis.
31
gh
*
gcst
r.
32
gh
gcst
Coluber laev.
34
gh
gcst
hgl
Vipera ammodyt.


H
KBrN
Tr
ph'
oh
4
sth
hgl
ESt
sth'
Rana escul.
Tr
E
hgl
8
gh
acerta agilis
9
Tr
(sth)
estclh
hgl
sth
gh'
estclh s
(sth)
oh
estclh s
(sth)
rta agilis
10
ggl
mh
H
*
gh
gcl
Coluber Aescul.

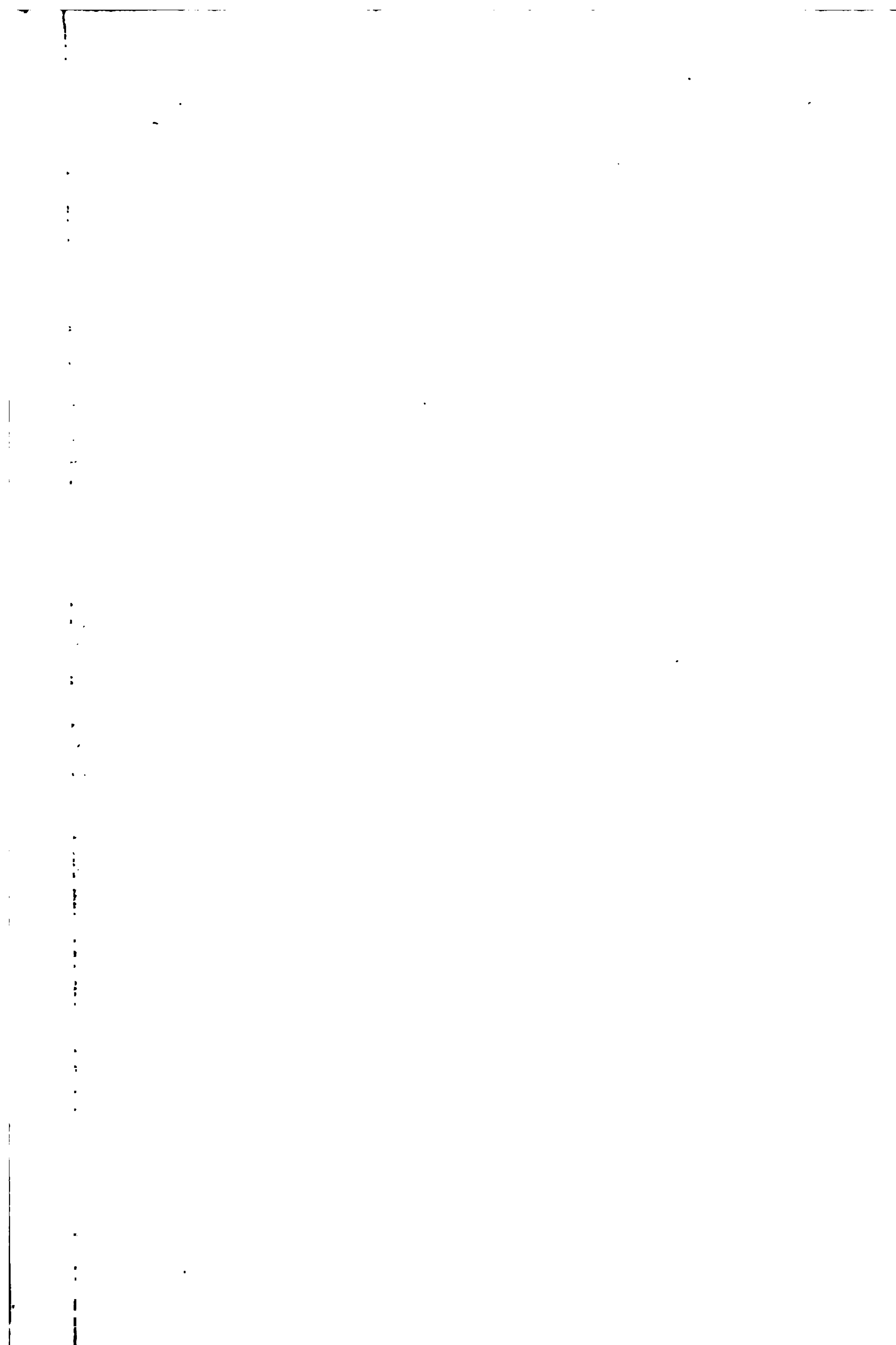


Fig.



Fig. 7.



Fig. 8.



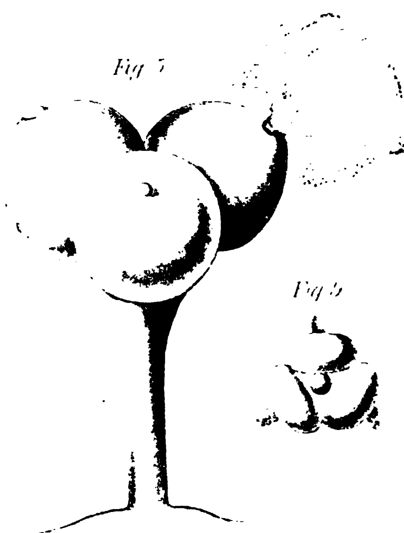
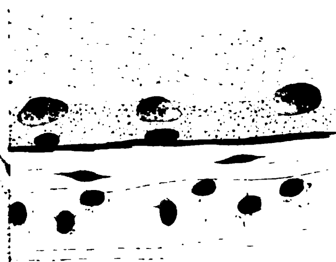
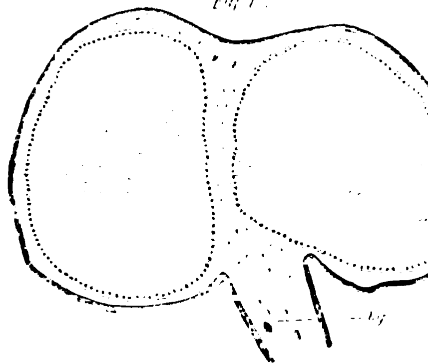
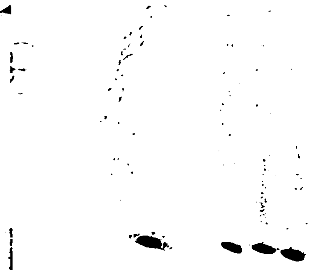

Fig. 7

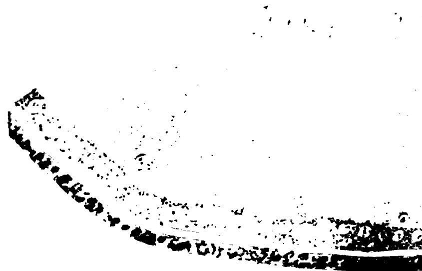

Fig. 5

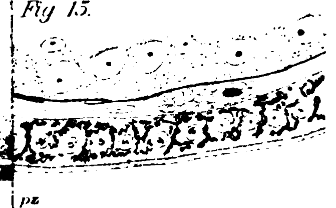

Fig. 6.
or
dr
pz
or
kst


Fig. 12.




Fig. 14.




Fig. 15.
pz





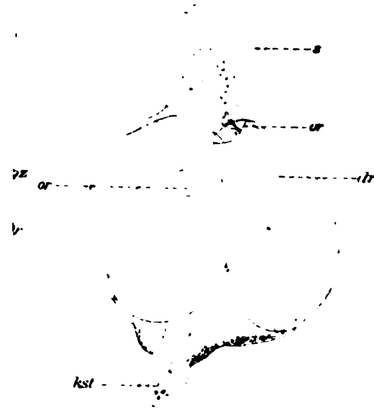

Fig. 6
s
or
pz
or
dr
kst


Fig. 17

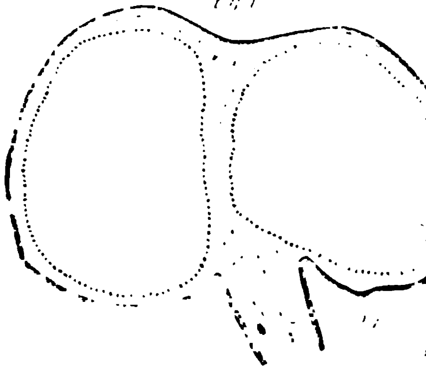
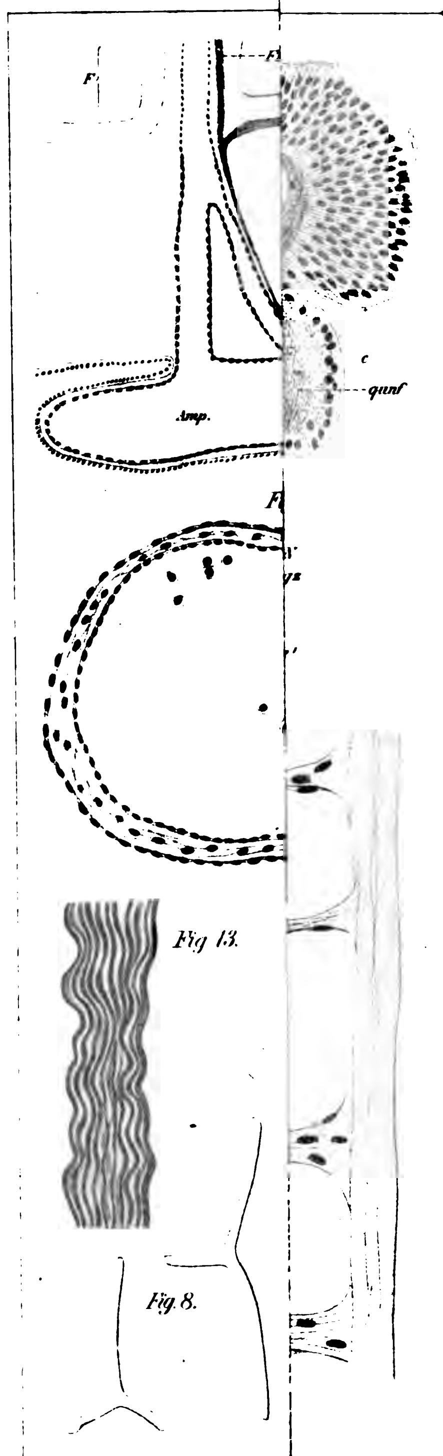



Fig. 14.

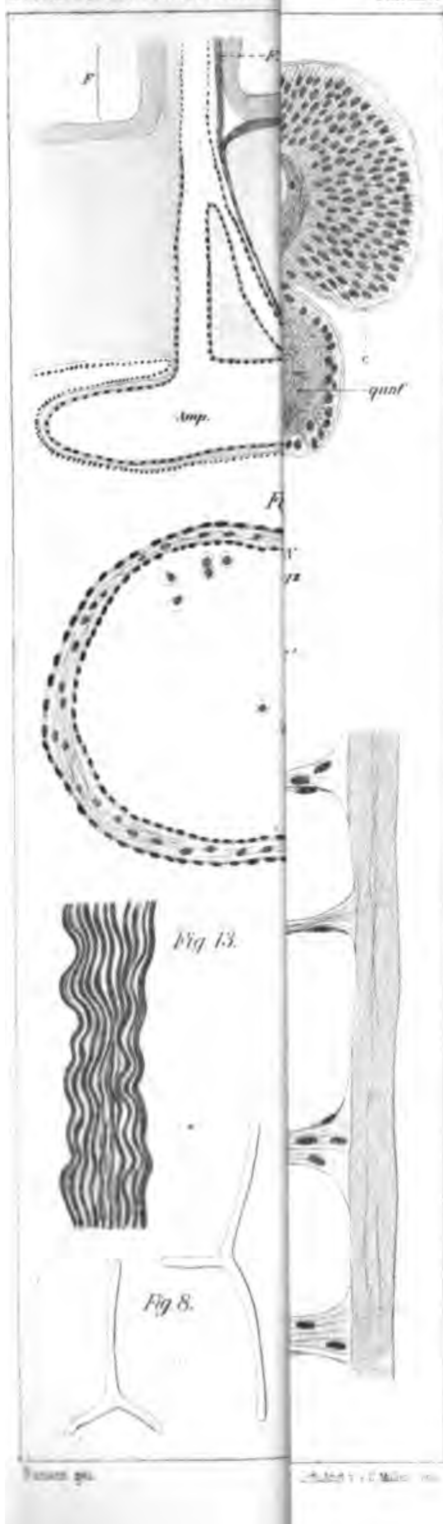

Fig. 15.
pz


Fig 1.
Fig. 2.
Pz
BL

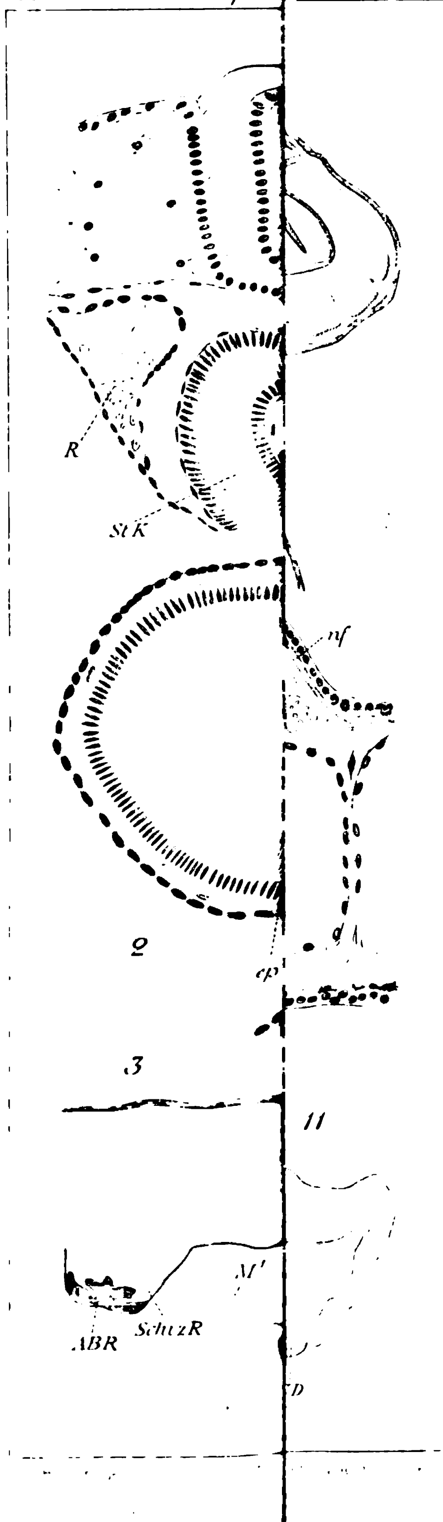

Fig. 4.
Fig. 3.
lm
BL
BL

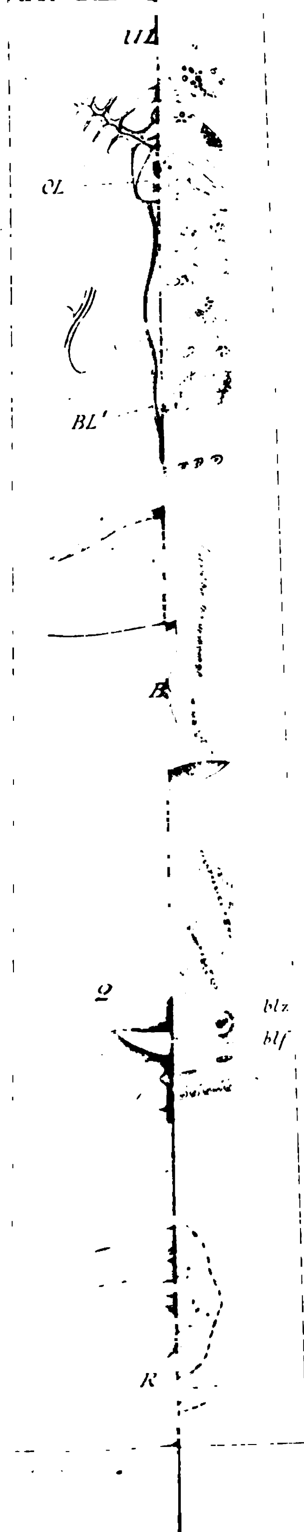


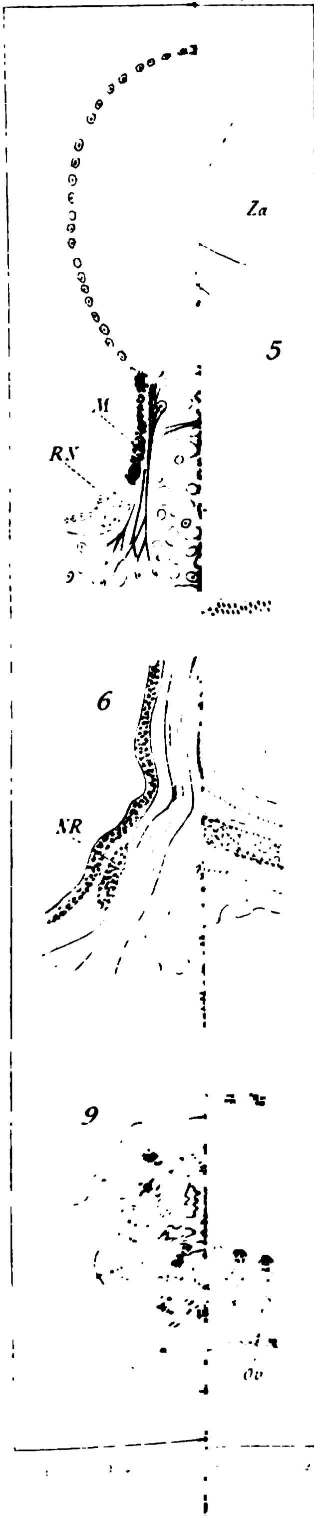
P. rtmann gez. Lith. Anst. v. ... Müller ...

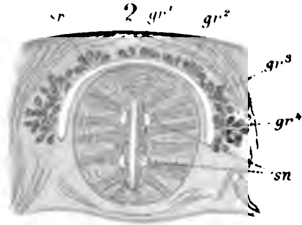


[illegible] gez. Lith. Anst. v. [illegible] Müller [illegible]

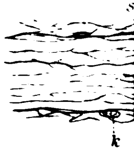

R
St K
nf
2
ep
3
11
M'
SchzR
ABR
D

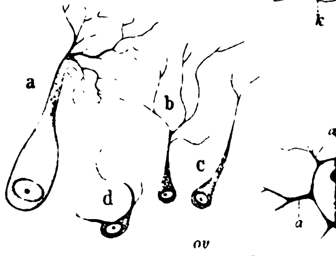

UL
OL
BL'
B
2
blz
blf
R


Za
5
M
RN
6
NR
9
Ov

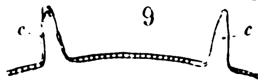

2
gr¹
gr²
gr³
gr⁴
sn

11


k


a
b
c
d


10
d
ov
m
ov
d
mr
b.s


9
c
c


a
a
d
d
sst
hh
h
dz
pd
N¹
N²

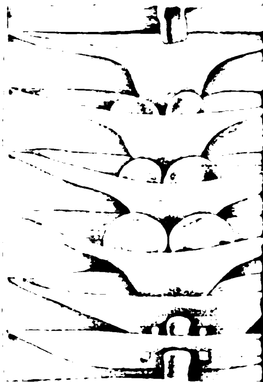
1



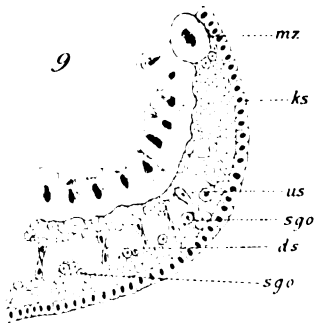
6



2

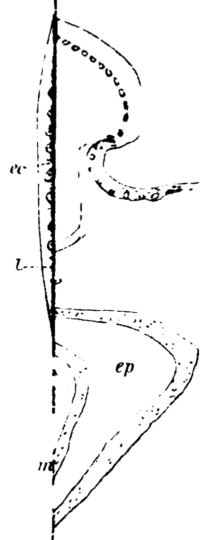


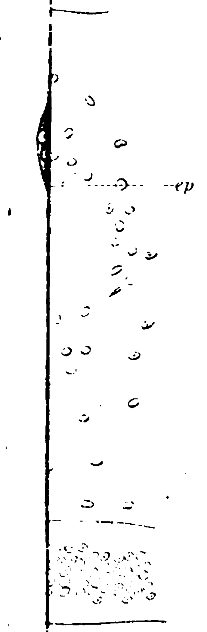
9



ms

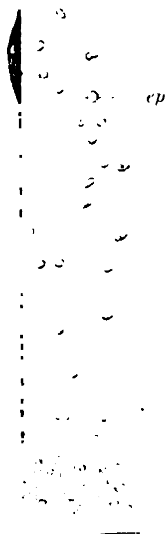
ms

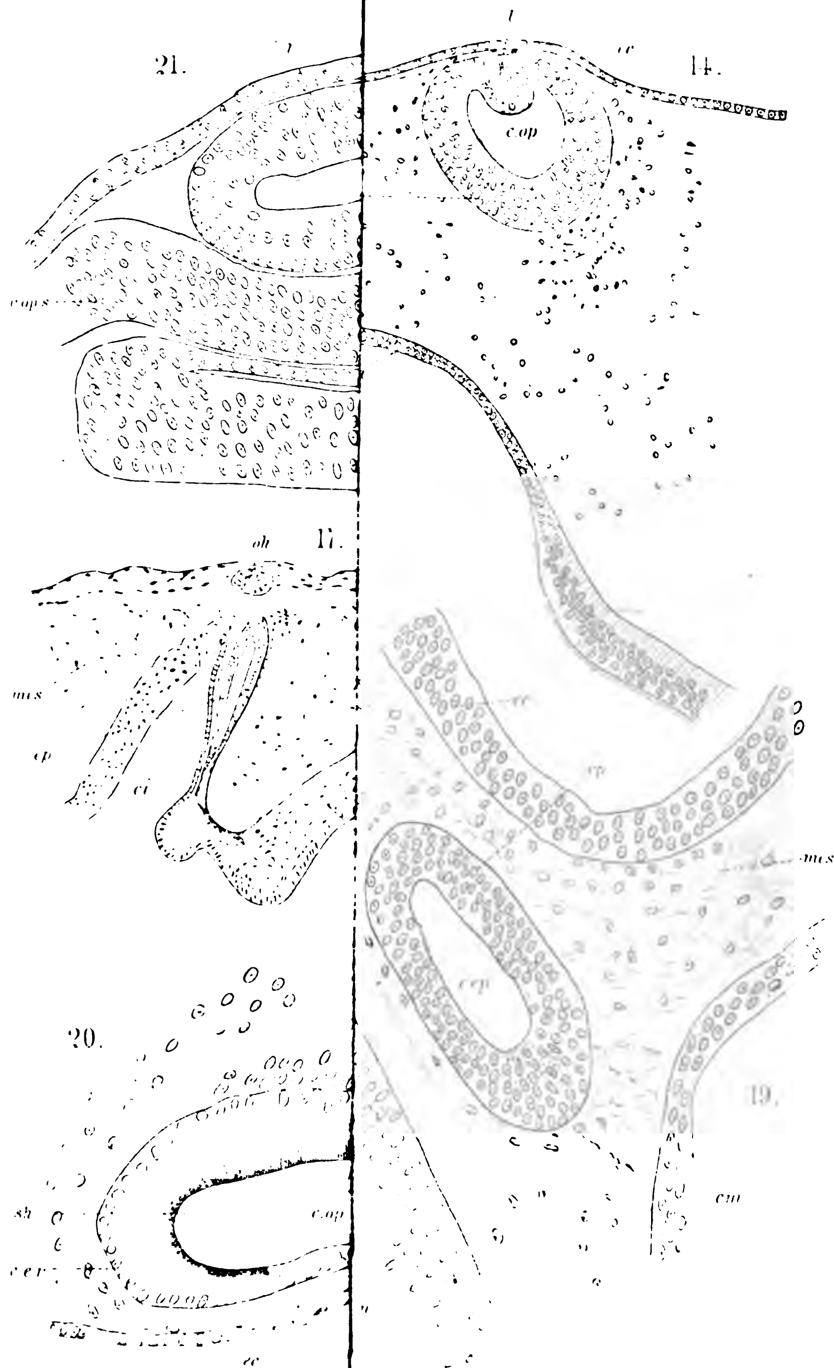




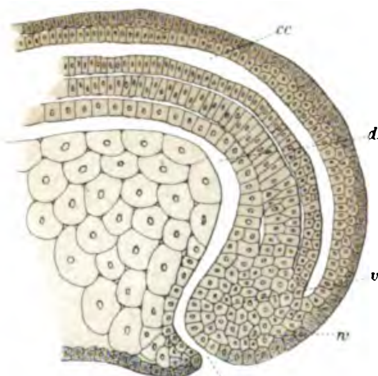
Lith Anst v A Giltsch Jena.


Jena
ec
l
ep
m


ep

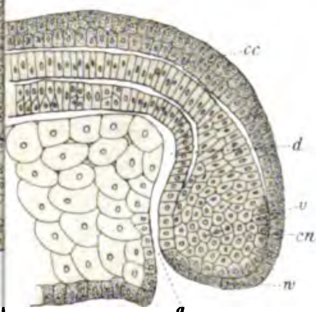

21.
14.
c.op
cops
17.
oh
mes
ep
ci
mes
c.op
20.
sh
c.op
ec
19.
cm

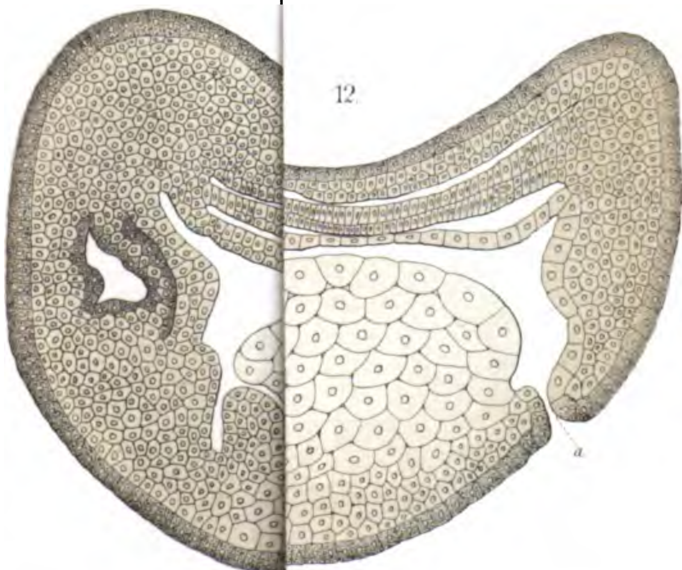

4.



9.


5.

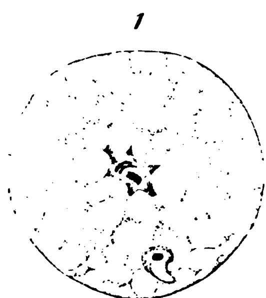




12.

Schanz del. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

1



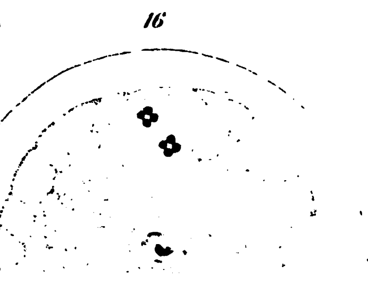
6



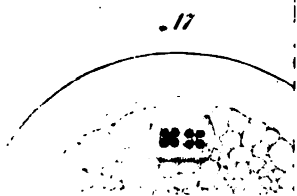
7



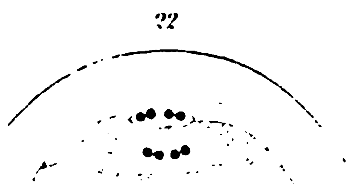
16



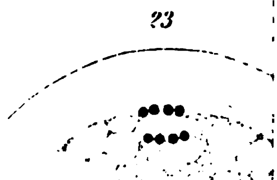
17

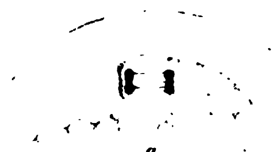


22



23





a

27

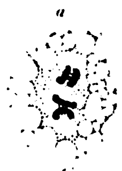


b

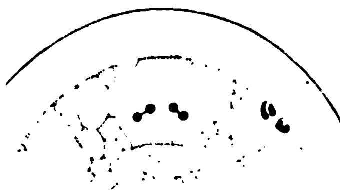
28



32



36



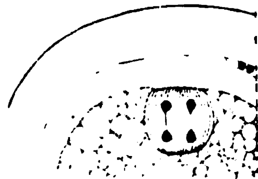
37



41



42



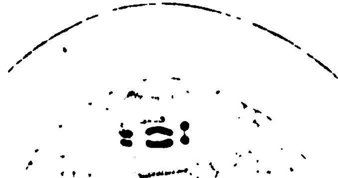
46



47



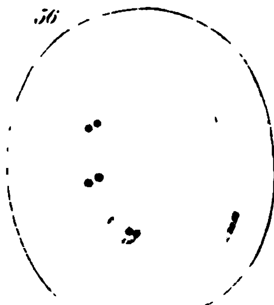
51



52



56



19

a

6

a

b

1

a

b

a

10

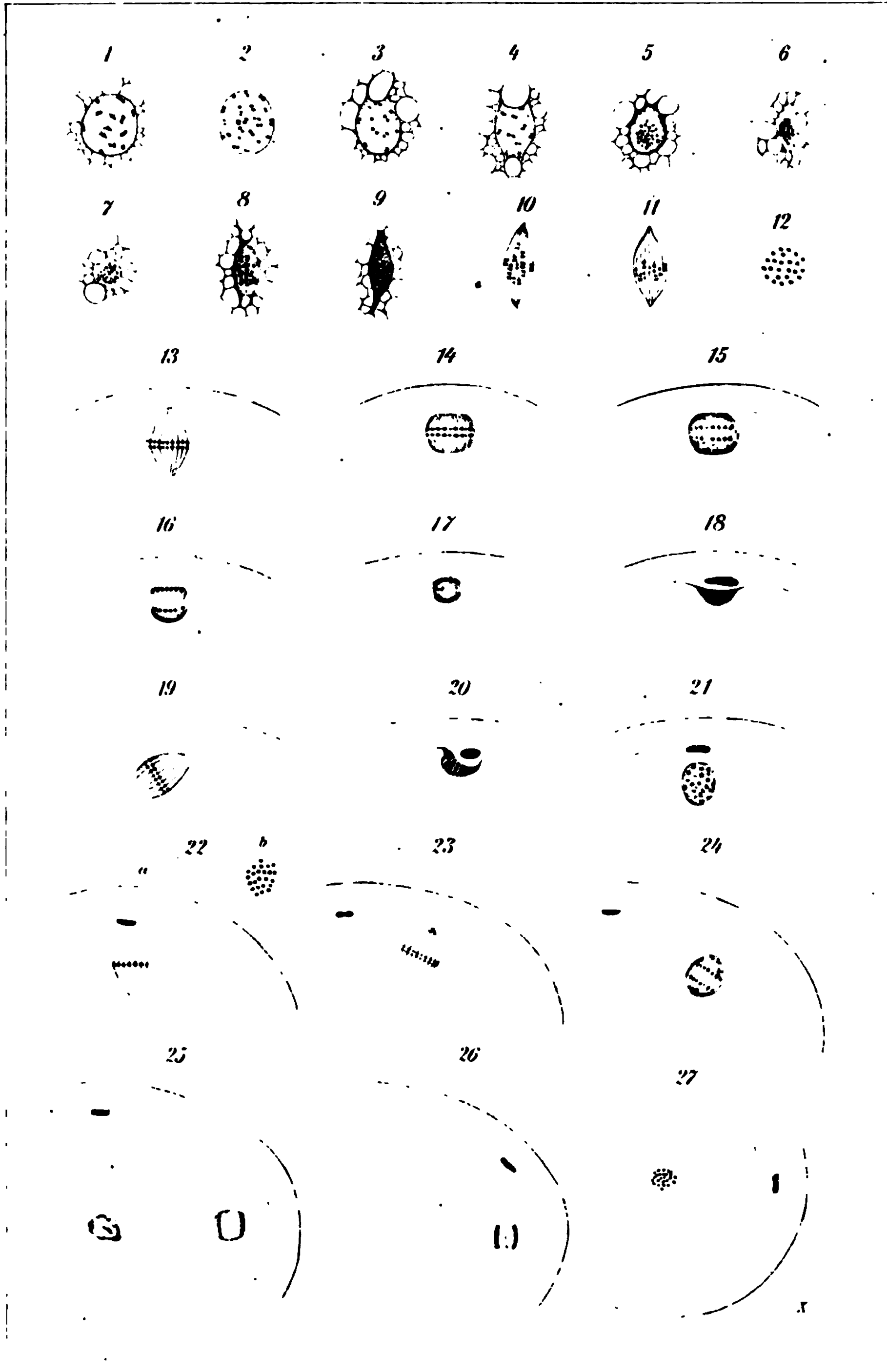
RK

11

14

18

a


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
a
b
23
24
25
26
27

